QK1
.F41 8
1922
115

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. FÜNFZEHNTER BAND

(DER GANZEN REIHE 115. BAND)

HERAUSGEGEBEN VON

DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 50 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 19 TAFELN

B.1.80

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1922

MISSOURI BOTANICAL GARDEN LIBRARY
RECEIVED
OCT 1 1922

SHOUT
SHARE
IT

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

BAUER, RAPHAEL, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten. Mit den Tafeln I—III . . . . . 273—292

DEMETER, KARL, Vergleichende Asclepiadeenstudien. Mit 15 Abbildungen im Text . . . . . 130—176

GAISBERG, E. VON, Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien. Mit Tafel I—III . . . . . 177—190

GLÜCK, H., Über die knöllchenartigen Niederblätter an dem Rhizom von Marsilia hirsuta A. Br. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . 251—258

GOEBEL, K., Erdwurzeln mit Velamen. Mit 3 Abbildungen im Text 1— 26

GOEBEL, K., Zwei neue Bände von Engler und Drude, „Die Vegetation der Erde“ . . . . . 101—102

HALLERMEIER, MARKUS, Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung? . . . . . 75—101

KIRCHNER, O. VON, Über Selbstbestäubung bei den Orchideen . . . . 103—129

MERL, EDMUND M., Biologische Studien über die Utricularialase. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . . 59— 74

RIEDE, WILHELM, Die Abhängigkeit des Geschlechtes von den Außenbedingungen . . . . . 259—272

RINGEL-SUESSENGUTH, MARGARETE, Über Ruheorgane bei einigen Wasserpflanzen und Lebermoosen. Mit 1 Abbildung im Text 27— 58

SCHWARZENBACH, FRITZ, Untersuchungen über die Sterilität von Cardamine bulbifera (L.) Crantz unter der Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art. Mit 22 Abbildungen im Text und den Tafeln XI—XIII . . . . . 393—514

TROLL, KARL, Die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele und ihre biologische Bedeutung. Mit 3 Abbildungen im Text und den Tafeln IV—X . . . . . 293—392

TROLL, WILHELM, Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. Mit Tafel IV—VI und einer Textfigur 191—250

Erdwurzeln mit Velamen.

(Nach einer zusammen mit Herrn Dr. K. Suessenguth ausgeführten Untersuchung.)

Von **K. Goebel.**

Mit 3 Abbildungen im Text.

Wer sich über Bau und Funktion der Wurzeln in den Lehr- und Handbüchern unterrichten will, wird diesen entnehmen, daß die Erdwurzeln im Grunde überall im wesentlichen gleich gebaut sind: sie nehmen Wasser und darin gelöste Salze durch die Wurzelhaare oder die lebenden Zellen der Wurzeloberhaut auf und befördern sie durch den — auch im wesentlichen überall gleich gebauten — Zentralzylinder nach oben. Die zu Reservestoffbehältern, Dornen usw. umgebildeten Wurzeln können wir dabei außer Betracht lassen, da es sich nur um solche mit typischer Wurzelfunktion handelt.

Ein viel mannigfaltigeres Bild erhalten wir, wenn wir uns die Wurzelbildung bei Epiphyten, Wasser- und Sumpfpflanzen, Parasiten u. a. vergegenwärtigen. Jeder Botaniker kennt die merkwürdigen Luftwurzeln der Orchideen mit ihrem „Velamen“ und ihrer zuweilen blattähnlichen Gestalt, die „Krustenwurzeln“ und „Blattwurzeln“ mancher Podostemaceen, die Atemwurzeln von Jussiaea u. a., die „Nestwurzeln“ und „Rankenwurzeln“ mancher Orchideen (und Aroideen) und andere Merkwürdigkeiten.

Daß diese abweichenden Ausbildungsformen sich von dem gewöhnlichen oben kurz geschilderten Wurzeltypus ableiten, kann nicht wohl bezweifelt werden. Wenn wir uns nach ihrem Zustandekommen im einzelnen fragen, so stoßen wir natürlich auf dieselben Probleme wie bei allen Anpassungserscheinungen. Diese hier zu erörtern, würde viel zu weit führen, es kann auf früher Gesagtes verwiesen werden [1]).

Vielmehr soll hier nur Eine Frage besprochen werden, nämlich die: ist anzunehmen, daß die für Epiphyten, Wasserpflanzen usw. er-

---

1) Vgl. Goebel, Organographie, 2. Aufl., und: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.

wähnten Eigentümlichkeiten in Verbindung mit der abweichenden Lebensweise dieser Pflanzen entstanden sind, oder handelt es sich dabei nur um Eigenschaften, die wir auch bei Erdwurzeln finden, Eigenschaften, die vielleicht bei Pflanzen, die sich besonderen Lebensbedingungen „angepaßt“ haben, noch gesteigert werden konnten, aber doch schon vorher (d. h. so lange die Pflanzen noch in der Erde lebten) vorhanden waren? Wir sehen dabei natürlich ab von Anschauungen wie die, daß diese Eigenschaften zwar nicht wirklich, aber in der ‚Potenz‘ vorhanden gewesen sein könnten. Denn das ist im Grunde nur ein Spiel mit Worten — selbstverständlich muß das, was entsteht, als „möglich“ vorausgesetzt werden.

Diese Frage soll hier zunächst untersucht werden hinsichtlich des „Velamens“, wie es als charakteristisch für die Luftwurzeln der Orchideen und mancher epiphytischer Araceen betrachtet wird.

Schimper[1]) war, da er bei allen von ihm untersuchten epiphytischen Orchideen (mit Ausnahme einer kleinen Stenoptera-Art) ein Velamen an den Wurzeln fand, ursprünglich geneigt, dieses als Anpassung an die epiphytische Lebensweise aufzufassen, während spätere Befunde ihm die Ansicht nahelegten, daß die terrestrischen Voreltern der mit Velamen versehenen Orchideen schon ein solches besaßen. Er konnte nämlich bei einer rein terrestrischen Orchidee, dem Epidendrum cinnabarinum, ein Velamen nachweisen. Indes beweisen derartige vereinzelte Vorkommnisse natürlich kaum etwas. Es ist ja ganz gut möglich, daß einzelne Orchideen vom Epiphytismus wieder zur terrestrischen Lebensweise übergingen und dabei ihre Struktureigentümlichkeiten beibehielten. Etwas anderes wäre es, wenn wir auch bei Orchideen, die nur im Boden wachsen, ein Velamen nachweisen könnten.

Die früher verbreitet gewesene Angabe, daß die Wurzeln der terrestrischen Malaxideen ein typisches Velamen besitzen, hat sich als irrig erwiesen[2]). Sie ist offenbar dadurch entstanden, daß die Knollen dieser Pflanzen umgeben sind von einer lockeren schwammigen Hülle (die aus den Basalteilen der Blätter besteht). Deren sämtliche Zellen sind im trockenen Zustand mit Luft gefüllt, nehmen aber bei Befeuchtung Wasser auf. Die Zellen sind mit netzförmigen oder schrauben-

1) A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888, p. 47. — Haberlandt ist, wie es scheint, der Meinung, daß die Velamenbildung eine auf Luftwurzeln beschränkte sei. Wenigstens führt er in seiner „Physiol. Pflanzenanatomie“ (5. Aufl., p. 215) sie nur für die „Luftwurzeln der tropischen Orchideen und mancher epiphytischer Aroideengattungen“ an. Die zahlreichen Fälle, in denen Erdwurzeln ein Velamen haben, werden nicht erwähnt.

2) Goebel, Zur Biologie der Malaxideen. Flora, Bd. 88, 1901.

förmig verlaufenden Verdickungsleisten versehen — gleichen also auch darin dem Velamen der Wurzeln und weisen nur gelegentlich Öffnungen auf. Auch die Phloroglucinreaktion entspricht der der Velamenzellen. Es ließ sich zeigen, daß die toten Zellen Wasser leicht aufsaugen. Da man derartige Zellen früher nur vom Wurzelvelamen her kannte, ist es leicht verständlich, daß man auch bei den Malaxideen ein solches annahm.

Indes ist ein wohlentwickeltes Velamen bei tropischen Erdorchideen in mehreren Fällen — abgesehen von der Schimperschen Angabe — gefunden worden. So bei Sobralia- und Phajus-Arten, ferner bei Paphiopedilum, der unserem „Frauenschuh" nahe verwandten Gattung, deren Arten ebenso wie die von Cypripedilum der Hauptsache nach Erdbewohner sind.

Aber es ist ja nicht notwendig, daß wir uns auf die Orchideen beschränken, bei denen epiphytische und terrestrische Lebensweise keineswegs immer streng getrennt sind. Wenn es gelänge, rein terrestrische Pflanzen aufzufinden, deren Wurzeln ein Velamen besitzen, welches nach Bau und Funktion dem der Orchideenwurzeln entspricht, so wäre das für die Entscheidung der Frage, die wir uns gestellt haben, von besonderer Bedeutung.

Solche Pflanzen gibt es nun tatsächlich unter den terrestrischen Monokotylen. Ehe wir einige davon aufzählen, wollen wir erst den Begriff eines Velamens (= Wurzelhülle) näher umgrenzen. Wir verstehen darunter ein aus der Oberhaut hervorgegangenes, aus toten Zellen bestehendes, nach innen hin an eine mit „Durchlaßzellen" versehene „Exodermis" (s. unten) grenzendes Gewebe, das imstande ist, von außen Wasser und darin gelöste Stoffe aufzunehmen. Im trockenen Zustande sind seine Zellen mit Luft erfüllt. Nicht selten haben sie eigenartige Wandverdickungen, indes ist deren Vorhandensein nicht wesentlich. — Diese Definition stimmt mit der von Leitgeb[1]) u. a. gegebenen überein, während die von Kroemer[2]) angewandten Bezeichnungen mir wenig empfehlenswert erscheinen — sie scheinen auch keine Verwendung gefunden zu haben.

Daß man auch bei der eben gegebenen Definition nicht immer zu einer ganz scharfen Abgrenzung gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten kommt, ist kein Hindernis für ihre praktische Anwendung.

Aus Gründen, die aus dem folgenden hervorgehen werden, beschränkt sich unsere Untersuchung auf Wurzeln, die mit einem mehr-

1) H. Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschrift. der Wiener Akademie der Wissenschaften 1864.

2) K. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibl. botanica, Bd. XII, Heft 59, Stuttgart 1903.

schichtigen Velamen versehen sind. Übrigens gibt es — wie auch das folgende zeigen wird — innerhalb Einer Gattung Arten mit ein- und solche mit mehrschichtigem Velamen [1]).

Zunächst mögen einige Literaturangaben angeführt werden.

Der erste Beobachter eines mehrschichtigen Velamens an Erdwurzeln, Nicolai[2]), sagt: „Das Epiblema[3]) bleibt meistens einfach... In einigen Fällen teilt es sich tangential und gibt zur Bildung einer Wurzelhülle Anlaß. Diese Bildung kommt, wie bekannt, bei den Luftwurzeln vieler Orchideen- und mehrerer Pothos-Arten vor. Ich fand sie auch bei einer Erdwurzel, nämlich bei Crinum bracteatum. Hier wird die Wurzelhülle drei bis vier Zellen dick und besteht aus porös verdickten Zellen. Ihre äußerste Zellreihe, die genau wie die übrigen gestaltet ist, wächst häufig in Wurzelhaare aus. — Sicher werden sich auch noch bei vielen anderen Erdwurzeln Wurzelhüllen finden lassen." — Diese Vorhersage hat sich auch, wenngleich nicht in ihrem ganzen Umfange[4]), erfüllt.

Pfitzer[5]) glaubte, daß man die „Wurzelhülle" der Orchideen und Aroideen als einen besonderen Fall der mehrschichtigen Epidermis zu betrachten habe. „Nicolai hat aber ferner eine ähnliche Bildung bei einer Erdwurzel, der von Crinum bracteatum, gefunden; ich habe dasselbe bei Cr. americanum beobachtet. Die äußeren, in verschiedener Weise, ähnlich wie bei den Orchideen, in der Wand verdickten Zellschichten, welche nach Nicolai ebenso entstehen wie die luftführenden Wurzelhüllen der eben genannten Pflanzen, enthalten aber bei Crinum, wie dies bei einer Wasser aus dem Boden aufnehmenden Wurzel natürlich ist, Flüssigkeit. Wir haben hier demnach einen unmittelbaren Übergang zwischen dem „Velamen" der Luftwurzeln und der Wasser führenden mehrfachen Oberhaut der Stämme und Blätter, und werden

1) Porsch gibt für die Orchidee Campylocentrum chlororhizum eine zwei- bis dreischichtige Exodermis an. Meiner Ansicht nach hat er die innersten, mit starken Wandverdickungen versehenen Velamenzellen der Exodermis zugerechnet. (Porsch, Orchidaceae in Ergebn. der botan. Expedition der Kaiserl. Akad. der Wissensch. nach Südbrasilien. LXXIX. Band der Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse der Wiener Akademie, Wien 1906.

2) Nicolai, Das Wachstum der Wurzel. Schriften der physikal.-ökonom. Gesellsch. in Königsberg, VII, 1865, p. 73.

3) So wurde — teilweise bis in die neueste Zeit — die äußerste Zellschicht der Wurzel bezeichnet, die man von der Epidermis unterscheiden zu sollen glaubte.

4) D. h. wenn man von der „Wurzelhülle" voraussetzt, daß sie mehrschichtig sein müsse. Entdeckt wurde das Velamen der Orchideen von Link.

5) E. Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen, Jahrbücher f. wissensch. Botanik, VIII, 1872, p. 79.

so darauf hingewiesen, daß auch das erstere nur als eine mehrschichtige Epidermis zu betrachten sei."

Pfitzer geht also von der Meinung aus, daß das Velamen der Orchideen und Aroideen normal luftführend, die „Wurzelhülle" von Crinum aber wasserführend sei, d. h. wie die mehrschichtige Epidermis aus lebenden, wasserreichen Zellen bestehe. Letzteres trifft nicht, ersteres nur für bestimmte Außenbedingungen zu. Bekanntlich kann das Orchideenvelamen — abgesehen von den luftfesthaltenden Streifen — Wasser aufnehmen und ebenso kann die „Wurzelhülle" von Crinum u. a., wie wir sehen werden, unter bestimmten Umständen Luft, unter anderen Wasser führen. Beide stimmen also, wie nachgewiesen werden soll, in physiologischer Beziehung ebenso überein, als das für ihre Entstehung — durch perikline Teilungen des Dermatogens — zutrifft.

Auch sonst fehlte es nicht an Versuchen dem Velamen der Luftwurzeln eine Sonderstellung zuzuweisen. Man ging für die Erdwurzeln offenbar von der Auffassung aus, daß nur lebende Epidermiszellen oder Wurzelhaare für die Wasseraufnahme in Betracht kommen.

Juel[1]), welcher eine Anzahl, namentlich von monokotylen Wurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Exodermis (von ihm epidermoidale Zellschicht genannt) untersuchte, sagt (a. a. O. p. 14): „Im allgemeinen scheint auch bei diesen Wurzeln die epidermoidale Zellschicht eine schützende und relativ impermeable Scheide zu sein" . . . „Wenn Durchgangsstellen für Wasser in dieser Scheide vorhanden sein sollten, dürften sie nahe der Spitze der Wurzel zu suchen sein, denn weiter von der Wurzelspitze dürfte die Epidermis das Vermögen Wasser aufzusaugen verlieren und die epidermoidale Zellschicht ganz impermeabel sein."

Er scheint dies namentlich daraus zu schließen, daß die Wände der kurzen Zellen nicht dünner seien oder weniger den Säuren (Schwefelsäure, Chromsäure) widerstehen als die der langen, doch werden bei Ophiopogon die inneren Wandverdickungen der Kurzzellen durch Chromsäure gelöst. Er meint schließlich, daß nicht bewiesen sei (und auch, wie wohl hinzugefügt werden darf nicht auf anatomischem Wege bewiesen werden kann), daß die Kurzzellen der Endodermis Durchgangsstellen für Wasser seien, er habe aber keine andere Deutung der eigentümlichen Differenzierung dieser Zellschicht ersinnen können.

---

1) H. O. Juel, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Wurzeln. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. IX, Nr. 9. Stockholm 1884. In dieser Abhandlung sind mehrere neue Beispiele für das Vorkommen eines mehrschichtigen Velamens nachgewiesen.

Eine Untersuchung von Lierau[1]) über die Aroideenwurzeln bringt über Bau und Funktion der „Wurzelhülle“ nichts wesentlich Neues. Er meint, sie umkleide „alle oberirdischen Wurzelteile (p. 9) und sei eine Art Wasserreservoir der Wurzel, wohl auch ein Reservoir gelöster anorganischer Nährstoffe“.

Bei unterirdischen Wurzeln scheint die Wurzelhülle, das „Velamen“ der teleologisch gerichteten Auffassung entbehrlich, da man an Erdwurzeln die gewöhnlichen Bauverhältnisse erwartete. Demzufolge wurde bei Aroideen teilweise eine Verschiedenheit zwischen Erdwurzeln (bei denen das Velamen verloren gehen sollte) und Luftwurzeln angenommen — eine Annahme, von der z. B. bei Anthurium ellipticum leicht nachweisbar ist, daß sie nicht zutrifft.

Diese Aroidee gehört zu denen, die einen Trichter mächtiger Blätter besitzen, deren Blattspreiten über 1 m lang, über 40 cm breit werden. Unterhalb des Stammteiles entspringen zahlreiche nach verschiedenen Richtungen wachsende „Nestwurzeln“. Im Substrat befindet sich ein ausgedehntes Wurzelsystem. Sowohl die Erdwurzeln als die Nestwurzeln besitzen ein aus 5—6 Zellschichten bestehendes Velamen. Bringt man auf den unteren Teil einer 10 cm langen Nestwurzel einen Tropfen flüssiger Tusche, so wird er vom Velamen sofort eingesogen wie von einem Stück Filtrierpapier — während ein auf dem der Spitze nahe gelegenen Teil des Velamens gebrachter Tropfen noch unverändert ist. Wahrscheinlich beruht das darauf, daß bei der Vergrößerung der lebenden Wurzelzellen die toten Velamenzellen Risse erhalten, die das rasche Eindringen erleichtern. Übrigens bilden auch die Nestwurzeln in feuchter Luft nahe ihrer Spitze Wurzelhaare aus.

Von den Anthurium-Arten haben nur wenige ein aus mehreren Schichten von Zellen bestehendes mit Spiralfaserverdickung versehenes Velamen[2]), bei einigen andern ist es zwar drei- bis sechsschichtig, aber ohne Spiralfaserverdickungen[3]), die weitaus größte Zahl hat aber nur eine ein- bis zweischichtige „Wurzelhülle“. Es mag dabei bemerkt sein, daß auch bei den erstgenannten Arten nur die obersten Wurzeln frei an die Luft ragen. Sie werden bald von dem Humus bedeckt, der sich in den Blattrosetten bzw. Nestwurzeln ansammelt. In diesem verlaufen dann Erdwurzeln. Aber sie verlieren nicht nicht nur ihre Wurzelhülle, sondern auch die im Boden selbst angelegten Erdwurzeln besitzen eine solche.

1) M. Lierau, Über die Wurzeln der Araceen. Englers bot. Jahrbuch, Bd. IX, 1887.

2) Nach der Aufzählung von Lierau: A. egregium, acaule, crassinervium, affine, Wagenerianum, grandifolium, Wildenowii.

3) A. Binoti, Olfersianum, coriaceum, Hookeri, lucidum, Martianum, leuconeurum.

Wenn wir von den Aroideen und Orchideen absehen, so ist mir ein mehrschichtiges Velamen bis jetzt bekannt geworden bei den Erdwurzeln folgender Pflanzen: (In folgender Liste sind die in Südafrika vorkommenden Pflanzen mit einem * bezeichnet).

I. Liliaceen:

	*Agapanthus umbellatus * „ minor	Südl. Kapkolonie
	Aspidistra elatior	Himalaya, China, Japan
	Chlorophytum Hoffmanni	Trop. Afrika
	Ophiopogon japonicus	Japan
	Semele androgyna	Kan. Inseln

II. Amaryllidaceen:

	*Amaryllis Belladonna	Kapland
(Nach Juel)	*Ammocharis falcata	Südafrika
	* „ Taveliana	„
	*Buphane disticha	„
	*Brunsvigia natalensis	Südamerika
	*Clivia nobilis	Kapland
	* „ miniata	Natal
	Crinum americanum	Südamerika
	„ aquaticum ein- bis zweischichtiges Velamen	Afrika
	„ asiaticum	Südasien
	* „ giganteum	Südwest-Natal
	„ longifolium	Kap
	* „ Mac Owani	Südafrika
	*Haemanthus Catharinae	Natal, Transvaal
	* „ puniceus	Südl. Kapkolonie
	Hippeastrum aulicum	Brasilien
	*Nerine curvifolia	Kapland
	*Vallota purpurea	Südl. Kapland.

Nicht in diese Liste aufgenommen ist z. B. Asparagus Sprengeri, welcher an älteren Wurzelteilen eine aus mehreren Lagen toter Zellen bestehende mehrschichtige Epidermis hat, unter der eine mehrschichtige Exodermis ohne lebende Durchlaßzellen liegt. Eine Wasseraufnahme an diesen älteren Teilen tritt zwar auch ein (wie Wägungen zeigten). Da die Bauverhältnisse der Endodermis aber nicht in unsere Definition passen, wurde die Pflanze in die Liste nicht aufgenommen.

Kein mehrschichtiges Velamen fand sich bei:

*Aloë striata, Arthropodium, *Babiana sp., *Bowiea volubilis *Bulbine longiscapa, Chlorophytum Sternbergianum, Cyanastrum cor-

difolium, Doryanthes Palmeri, *Eucomis subedentata, *Gasteria sp., Hymenocallis caribaea, H. eucharidifolia, H. macrostephana, Haemanthus fimbriatus und H. tigrinus, Liriope spicata, Ophiopogon Jaburan, *Ornithogalum caudatum, Phormium Cookianum, Rohdea japonica, Rhoeo discolor, Sanseviera cylindrica, Smilax ornata, Tupistra macrostigma, Tacca cristata, *Testudinaria silvatica, Veltheimia viridiflora, *Vellozia candida, Zephyranthes verecunda.

Auch unter diesen Pflanzen sind einige südafrikanische. Es ist selbstverständlich, daß das nichts gegen eine biologische Bedeutung des Velamens beweist. Auch unter gleichen äußeren Bedingungen finden wir ja die Organbildung verschiedener Pflanzen oft sehr verschieden.

Aus der Aufzählung der Pflanzen, bei denen bis jetzt ein mehrschichtiges Velamen gefunden wurde, scheint mir Folgendes hervorzugehen:

1. Das Auftreten eines mehrschichtigen Velamens ist — soweit bis jetzt bekannt — auf wenige Monokotylenfamilien beschränkt (während das einschichtige weit verbreitet ist). Es findet sich bei Orchideen, Aroideen, Liliaceen, Amaryllideen, bei zahlreichen anderen Monokotylen konnte es nicht nachgewiesen werden.

2. Es ist auffallend, daß gerade bei Pflanzen des südlichen Afrikas, namentlich des Kaplandes, sich besonders häufig ein mehrschichtiges Velamen findet. Unter den aufgezählten 24 Pflanzen sind 16 südafrikanisch, zwei gehören dem übrigen Afrika an. Es kann das nicht wohl daher rühren, daß in unseren Gewächshäusern zufällig viele südafrikanische Amaryllidaceen kultiviert werden[1]), vielmehr ist anzunehmen, daß eine eingehendere Untersuchung aller südafrikanischen Amaryllideen (vielleicht auch Liliaceen), von denen sich leider nur noch wenige in Kultur befinden, weitere Beispiele zutage fördern würde.

Die beiden Erfahrungen lassen sich auch so fassen, daß einerseits eine (nur in einigen Familien vorhandene) auf „inneren“ Gründen beruhende Befähigung zur Bildung eines mehrschichtigen Velamens in Betracht kommt, andererseits Velamen bildende Pflanzen in bestimmten Florengebieten höchstwahrscheinlich in Beziehung zu den Lebensbedingungen besonders stark vertreten sind.

Es gleichen sich die Velamen bildenden Wurzeln meist auch in anderen Eigenschaften. Sie sind bei Orchideen, Araceen, Amaryllideen u. a. meist verhältnismäßig dick und fleischig, werden also zur Wasserspeicherung benutzt.

---

1) In Flora capensis, Vol. VI, London 1896—97) werden 130 Arten von Amaryllideen im engeren Sinne (mit Ausschluß der Hypoxideen und Velloziaceen) aufgezählt.

Daß auch die anatomischen Bauverhältnisse des Velamens bei Pflanzen aus verschiedenen Familien, bei Epiphyten und bei terrestrischen eine auffallende Übereinstimmung aufweisen, wird sich aus dem Folgenden ergeben.

Nicht unerwähnt bleiben mag, daß auch die oberirdischen Organe einer Anzahl der genannten Pflanzen insofern sich gleichen, als sie (z. B. Clivia, Agapanthus, Buphane, Nerine) derbe, lederige Blätter (Semele Phyllocladien) mit „xerophilem" Bau besitzen. Einige (nicht alle!) dieser Pflanzen scheinen auch (soweit man von Gewächshausexemplaren aus urteilen kann) in der Ruhezeit ihre Blätter zu behalten, also nicht einzuziehen. So z. B. Clivia und Agapanthus. Bews[1]) führt z. B. Brunsvigia, Buphane, Crinum longifolium, Cyrtanthus[2]), Nerine, Haemanthus natalensis als Pflanzen des „low level veld" auf, von dem er sagt: „The soil is of a hard, dry, clayey type and it has the valley frosts and low rainfall. In response to these factors, the grasses are more xerophytic than those composing the other type of Veld". Damit stimmen auch die Bauverhältnisse der Blätter der genannten Amaryllideen überein, die natürlich nicht auf das „Veld" beschränkt zu sein brauchen. Amaryllis Belladonna z. B. ziert die Sandhügel nahe der Küste der Table-Bay. Agapanthus (eine Liliacee) wächst zwischen den Felsen des Tafelberges. Auch Chlorophytum Hoffmanni zeigt xerophile Ausbildung: großzellige wasserspeichernde Epidermis und stark eingesenkte Spaltöffnungen. Die Wurzeln dieser Pflanze sind teilweise zu eiförmigen Wasserspeichern ausgebildet — Bauverhältnisse, wie sie für Pflanzen an zeitweilig wasserarmen Standorten bekannt sind.

Aspidistra hat dünne Blätter, aber der Bau des Assimilationsparenchyms ist ein verhältnismäßig dichter, die Außenwände der Epidermiszellen sind ziemlich dick. Die Blätter trocknen abgeschnitten auch ziemlich langsam aus. Außerdem ist zu beachten, daß die Pflanze im Verhältnis zu ihrem Wurzelsystem nur wenige Blätter hervorbringt, sie kann offenbar Trockenperioden ertragen.

Ihre natürlichen Standortsverhältnisse sind mir nicht bekannt, man möchte vermuten, daß sie an schattigen aber zeitweilig wasserarmen Stellen wächst. — In der Kultur ist sie wegen ihrer ungewöhnlichen Lebenszähigkeit bekannt.

Bezüglich Crinum[3]) sei auf die späterhin bei Besprechung von

---

1) J. W. Bews, The vegetation of Natal. Annals of the Natal Museum, Vol. II, part 3, 1912.

2) Besitzt höchstwahrscheinlich auch ein mehrschichtiges Velamen.

3) Die Samen zeigen in lehrreicher Weise Eigenschaften, die teils „xerophil", teils „hygrophil" ausgenützt werden können. Sie haben soviel Wasser als

Cr. aquaticum zu machenden Angaben verwiesen. Diese Gattung enthält Arten, die, soweit sich derzeit beurteilen läßt, teils an zeitweilig austrocknenden, teils an ständig feuchten Standorten leben. Ein Velamen besitzen, wie es scheint, alle bis jetzt untersuchten Arten. Es ist für die einzelnen aber offenbar von sehr verschiedener Bedeutung und auch von verschiedener Ausbildung — eine Tatsache, die nicht verwunderlich ist, wenn man die Anpassungserscheinungen von dem früher vom Verf. vertretenen Standpunkt aus betrachtet.

Dicke und Bau des Velamens.

Die Bestimmung der Velamendicke im Verhältnis zum Halbmesser der ganzen Wurzel ergab folgende Mittelwerte:

Aspidistra elatior gegen die Wurzelspitze hin 1 : 5, weiter oben 1 : 7,4.

Crinum Macowani: Desgleichen 1 : 8,5 und 1 : 12,3; Semele androgyna 1 : 11; Nerine curvifolia 1 : 11,5; Asparagus Sprengeri 1 : 11 (einschließlich der Exodermis).

Amaryllis Belladonna: dünnere Wurzel 1 : 13,5, dickere 1 : 18,5.

Hippeastrum aulicum 1 : 15,5; 1 : 17,5.

Clivia nobilis 1 : 17,5 (vorn hinter der Spitze); Vallota purpurea 1 : 21,5; Agapanthus umbellatus 1 : 23,5; Haemanthus Catharinae 1 : 25.

Der Bau des Velamens und der Exodermis ist von früheren Autoren, namentlich Kroemer, so eingehend beschrieben worden, daß es genügen wird, wenn hier nur die für die Funktion des Velamens wichtigen Punkte hervorgehoben werden.

Diese sind folgende:

1. Das Velamen wird nahe der Spitze angelegt (vgl. die von Kroemer mitgeteilten Messungen)[1]), seine Zellen verlieren frühzeitig ihren Inhalt, bleiben aber (offenbar infolge der Beschaffenheit ihrer Wände) lange erhalten.

Reservestoff, daß sie ohne Wasserzufuhr keimen können — eine „xerophile" Eigenschaft. Andererseits schwimmen sie trotz ihrer Größe im Wasser — können also „hygrophil" verbreitet werden.

1) Für Agapanthus, Clivia, Crinum amabile, Haemanthus Lindeni, Pancratium caribaeum gibt er a. a. O. p. 127 an: „Das Velamen ist bei etwas älteren Wurzeln in seiner typischen Form schon in der unmittelbar hinter der Wurzelhaube liegenden Region vorhanden; bei ganz jungen Wurzeln erreicht es die definitive Ausbildung erst in einer Zone von etwas größerem Spitzenabstand, welcher aber nach meinen Beobachtungen kaum größer wird als 1,5—2,5 cm."

Die Wurzeln von Clivia nobilis zeigten im Winter ein ausgesprochenes Ruhestadium, in welchem die Velamenzellen schon unter der Wurzelhaube abgestorben waren. Die Wurzelspitze erscheint dann als ein kegelförmiger Aufsatz auf dem älteren Teil. Man kann an alten Wurzeln leicht die ringförmigen Einschnürungen beobachten, welche die einzelnen „Jahrestriebe“ voneinander abgrenzen. Bei einer in lebhaftem Wachstum begriffenen Wurzel waren noch in einer Entfernung von 1,8 cm von der Spitze alle Velamenzellen lebend, die Verdickungsleisten waren schon deutlich wahrnehmbar. An in feuchter Luft kultivierten Wurzeln traten lange Wurzelhaare auffallend hervor. Sie werden auch an den in der Erde wachsenden Wurzeln ihre gewöhnliche Funktion ausüben. Später werden sie oft sozusagen in die Bildung des Velamens mit einbezogen (erhalten auch Verdickungsleisten) und können auch im toten Zustand noch an der Wasseraufnahme sich beteiligen.

2. In keinem Falle konnte beobachtet werden, daß die Velamenzellen auf ihren Außenwänden *regelmäßige, spontan entstandene*[1]) Durchlöcherungen besitzen. Für Clivia nobilis gibt Kroemer (a. a. O., p. 28) Perforationen an, die aber an der Außenwand der äußersten und an der tangentialen Innenwand der innersten Velamenzellen fehlen. Es finden sich an den Velamenwänden tatsächlich Stellen, die sehr nach Perforationen aussehen. Indes waren wir nicht imstande, uns an Dünnschnitten und durch Injektionsversuche von der Abwesenheit einer dünnen Schließhaut zweifellos zu überzeugen, doch mag sie tatsächlich manchmal zerrissen werden oder sonst verschwinden. Übrigens besitzt, wie unten gezeigt werden soll, die Frage nach dem Vorhandensein von Perforationen nicht die Bedeutung, welche man ihr früher beilegte.

3. Die Velamenzellen selbst sind im allgemeinen dünnwandig (was für ihre Durchlässigkeit von Bedeutuug ist). Sie sind vielfach — ähnlich, wie das von vielen Orchideen bekannt ist — durch Verdickungsleisten (Clivia, Haemanthus, Nerine, Vallota) ausgesteift, bei manchen Pflanzen auch nur getüpfelt (z. B. bei Crinum asiaticum, während Cr. Mac Owani und Cr. Powelli feine Faserverdickungen der Velamenzellen aufweisen).

Es kann also die Art der Wandverdickung bei den Arten Einer Gattung verschieden sein. Jedenfalls sind die Velamenzellen, trotzdem sie tot sind, vor dem Zusammengedrücktwerden und vor Fäulnis ge-

1) Hier wie sonst können sich natürlich Löcher durch Zerreißung bilden. Daß sie aber gewöhnlich nicht vorhanden sind, wird auch durch die unten mitzuteilende Erfahrung bestätigt, daß zwar Lösungen, nicht aber Suspensionen vom Velamen aufgenommen werden.

schützt. Tatsächlich bleiben sie auch lange erhalten. Die Angabe Kroemers, daß sie in den älteren Wurzelteilen von Vallota purpurea zusammengepreßt seien, konnten wir nicht bestätigen.

Wenn man Wurzeln trocken liegen läßt, erhält das Velamen starke Längsfalten — es ist viel weniger stark geschwunden als die Rindenzellen, welche „Schrumpfelung“ zeigen. Indes ist die Funktion der Verdickungen wahrscheinlich nicht nur eine mechanische, sie werden auch für die Adsorption von Bedeutung sein.

4. Für die Frage nach der Funktion der Velamen- und der Exodermiszellen ist natürlich auch die chemische Beschaffenheit ihrer Zellwände von Interesse, namentlich die nach einer Verholzung oder Verkorkung. Sie geben frisch keine Zellulosereaktion, wohl aber bei Clivia nach Behandlung mit Schulzeschem Mazerationsgemisch (wenigstens die äußeren Verdickungsschichten der Membran).

Mit Phlorogluzinsalzsäure trat eine Rotfärbung der Velamenzellwände bei Clivia, Agapanthus u. a. (nicht aber bei Chlorophytum Hoffmanni) ein, mit Anilinsulfat bei Clivia eine schwache Gelbfärbung, die in den inneren Velamenzellen deutlicher hervortrat. Mit Kobaltrhodanid[1]) trat keine intensive Blaufärbung auf, wie bei Holz, sondern nur eine mehr grünliche. Man wird also geneigt sein, die Velamenzellen als schwach „verholzt“ zu betrachten — doch sind bekanntlich die Farbreaktionen keineswegs sichere Anzeichen für die chemische Beschaffenheit — es ist wahrscheinlich, daß noch andere Membranstoffe als „Lignin“ den Zellmembranen eingelagert sind und ihre Eigenschaften bedingen.

Die Rotfärbung mit Sudanglyzerin kann nicht als ein Zeichen stärkerer Verkorkung betrachtet werden. Wenn man Schnitte mit Schulzeschem Gemisch oder Javellescher Lauge behandelt, so unterbleibt die Rotfärbung mit Sudanglyzerin, während sie in der Exodermis noch eintritt. Aber auch wenn eine schwache Verkorkung vorliegen sollte, ergeben doch die unten anzuführenden Beobachtungen, daß die Velamenzellen für Wasser leicht durchlässig sind.

Bei Aspidistra zeigen die Zellwände der inneren Schichten eigentümliche körnige bzw. schwammige Auflagerungen, wie sie auch über den Durchlaßzellen (Kurzzellen) der Exodermis auftreten.

Mit Safranin färben sich die Velamenzellen ebenso wie z. B. die von Anthurium ellipticum intensiv, auch wenn man die Lösung von außen (also nicht durch eine Schnittfläche) aufnehmen läßt.

---

1) Vgl. betr. dieser Casparis, Beiträge zur Kenntnis verholzter Zellmembranen. Pharmazeut. Monatshefte 1920, Nr. 9, 10 u. 11.

Legt man größere Wurzelstücke, die unten und oben mit Paraffin verschlossen sind, in Methylenblaulösung, so kann man sich durch Hellerwerden der Lösung leicht davon überzeugen, daß der Farbstoff vom Velamen und zwar (wie die mikroskopische Prüfung zeigt) von dessen Zellwänden adsorbiert wird.

Als Adsorptionsapparate wird man vermutungsweise auch die „Stabkörper“ auf der Außenseite der „Durchlaßzellen“ und die Innenwandverdickungen der Durchlaßzellen von Clivia (Fig. 1) zu betrachten geneigt sein, ähnlich wie das ja auch bei Orchideen und Aroïdeen geschehen ist. Besonders stark entwickelt sind die Stabkörper über den Durchlaßzellen von Gonioscypha eucomoides, welche ein einschichtiges Velamen hat.

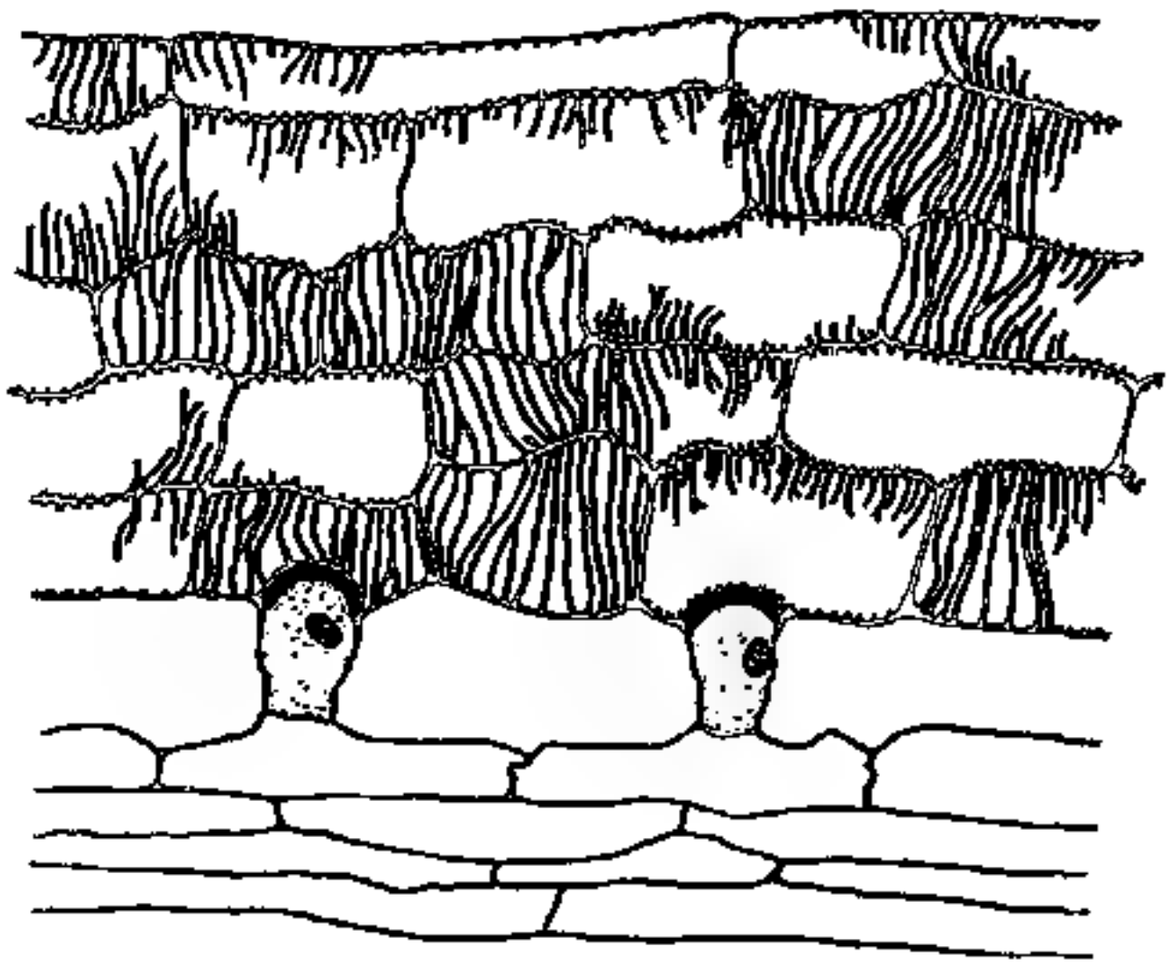


Fig. 1. Clivia nobilis. Längsschnitt durch eine Wurzel. Fünfschichtiges Velamen, zwei Durchlaßzellen getroffen. Vergr. etwa 170×.

5. Die Exodermiszellen gliedern sich in Kurzzellen („Durchlaßzellen“) und Langzellen. Erstere besitzen lange einen lebenden Inhalt, letztere verlieren diesen früh. Ihre tangentialen Außenwände (meist auch die radialen Wände) sind zweifellos verkorkt, die Außenwände der Kurzzellen nicht oder schwach. Auf die Stabkörper bzw. Verdickung der Innenwände wurde schon hingewiesen.

Hier sei nur betont, daß in der Beschaffenheit der Außenwände zwischen den lebenden Kurzzellen (Durchlaßzellen) und den Langzellen jedenfalls ein Unterschied besteht, und zwar ein solcher, der die Annahme, die Kurzzellen seien „Durchlaßzellen“, unterstützt. Ob die Tatsache, daß bei Wurzeln, die mit Pilzhyphen infiziert sind, stets die Kurzzellen die Eintrittsstellen darstellen durch die Beschaffenheit von deren Membranen oder ihres Inhalts bedingt ist, bleibe dahingestellt.

Funktion des Velamens.

Zunächst sei hier an die Bedeutung des Velamens der Luftwurzeln der Epiphyten, namentlich der Orchideen, erinnert.

Schleiden, Chatin, Leitgeb u. a. suchten sie darin, daß es imstande sei „atmosphärische Dünste zu kondensieren“. Schimper

und der Verf.[1]) dagegen in der Aufsaugung von Wasser — was durch Wägungen nachgewiesen wurde.

Daß auch Salzlösungen durch das Velamen hierdurch aufgenommen werden, ist meines Wissens bis jetzt nicht besonders nachgewiesen worden, wenn man es auch von vornherein für wahrscheinlich halten wird. Es wurden Luftwurzeln von Epidendrum radicans und Rhenanthera Imschootiana, welche das Substrat noch nicht erreicht hatten, mit Diphenylamin-Schwefelsäure auf das Vorhandensein von Nitraten geprüft. Blaufärbung trat nicht ein. Dagegen fand sie statt, einige Zeit nachdem auf das Velamen (und nur auf dieses) eine sehr verdünnte Salpeterlösung gebracht worden war. Es kann also nicht bezweifelt werden, daß die Salpeterlösung durch das Velamen (das vor der Prüfung der Wurzel vollständig entfernt wurde) eingetreten war. Daneben wurde nachgewiesen (a. a. O. p. 192), daß das Velamen auch die Transpiration der Luftwurzeln heruntersetzt. Was die Wasseraufnahme anbelangt, so wurde a. a. O. hervorgehoben, daß zwar Durchlöcherungen der Zellmembranen in manchen Fällen vorkommen, daß aber Leitgebs Ansicht, das Velamen sei durch Löcher unmittelbar mit der Atmosphäre in Verbindung, keineswegs als allgemein erwiesen betrachtet werden könne. Vielmehr sei wahrscheinlich, daß die Beschaffenheit der Membran bei der Wasseraufnahme eine wichtige Rolle spiele. Daß das in der Tat der Fall ist, wird sich aus dem unten Anzuführenden ergeben. Seitdem ist meines Wissens über die Funktion des Velamens nur noch eine Abhandlung von Nabokich[2]) erschienen, welche im wesentlichen die oben kurz dargelegte Auffassung bestätigt und hinzufügt, daß das Velamen auch ein Schutzgewebe gegen Abkühlung sei. Er bringt das namentlich damit in Beziehung, daß bei den Epiphyten des feuchteren Tieflandes das Velamen schwächer entwickelt sei[3]) als bei denen der Bergregionen. Diese seien namentlich während der Trockenzeit starken Temperaturschwankungen ausgesetzt und die Wasseraufnahme gehe bei höherer Temperatur rascher vor sich als bei niederer.

Wir sehen aber auch bei Erdwurzeln, die starken Temperatur-

1) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I (1889), p. 188. Daselbst weitere Literatur.

2) Nabokich, Über die Funktionen der Luftwurzeln. Botan. Zentralbl. 1899, Bd. LXXX, p. 331 ff.

3) Die Orchideen der Niederungen haben vielfach dorsiventrale, freiliegende, gegen Transpirationsverlust durch starke Wandverdickung der Exodermis geschützte Wurzeln, an deren Oberseite das Velamen zuweilen stark reduziert ist. Vgl. Goebel, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln. Biolog. Zentralbl. 1915. Daselbst weitere Literatur.

schwankungen viel weniger ausgesetzt sind, ein kräftig entwickeltes Velamen auftreten, und auch bei Epiphyten wird das Velamen als Schutzgewebe gegen Abkühlung wohl nur in ganz untergeordneter Weise in Betracht kommen, jedenfalls nur solange es Luft enthält. Mit Wasser gefüllt wird es — ebenso wie die angrenzenden Zellen — bald dessen Temperatur annehmen.

Für die untersuchten Erdwurzeln mit Velamen liegt keinerlei experimentelle Untersuchung vor, was wohl mit dazu beigetragen hat, daß in den Lehr- und Handbüchern nur die epiphytischen Orchideen und Aroideen als mit Velamen versehen dargestellt wurden [1]).

Es stellte sich zunächst heraus, daß sie alle durch das Velamen (und zwar manche sehr rasch) Wasser aufsaugen. Unterschiede sind, ebenso wie bei den Orchideen, auch hier vorhanden.

Wägungen sollen später angeführt werden.

Daß tote Pflanzenzellen sich mit Wasser füllen können, ohne daß Löcher in der Membran vorhanden sind, erscheint zunächst, wenn nicht etwa innen ein luftverdünnter Raum oder eine wasseranziehende Substanz vorhanden ist, wenig wahrscheinlich.

Ausgehend von den Erfahrungen bei Sphagnum und anderen Moosen, welche mit ihren toten durchlöcherten Zellen Wasser aufsaugen, nahm man an, daß bei den Orchideen und Aroideen das Velamen „infolge der Durchlöcherung seiner Zellwände einen Kapillarapparat vorstellt, der jeden auffallenden Wassertropfen sofort wie Fließpapier aufsaugt“ [2]). Diese Vorstellung ist, wie oben erwähnt, schon bei den genannten Pflanzen keineswegs durchgehends erwiesen. Für das Velamen der Erdwurzeln von Amaryllideen u. a. ist aber eine Durchlöcherung der Zellmembranen, wie sie jene Ansicht voraussetzt, sicher, wenn überhaupt, doch nur in ganz beschränktem Maße vorhanden — ebenso fehlt sie bei dem velamenähnlichen Gewebe der Malaxideen (vgl. p. 2, 3). Trotzdem saugt das Velamen dieser Wurzeln, wie unten dargelegt werden soll, Wasser in beträchtlicher Menge auf [3]).

Hier kommt, wie 1889 bemerkt wurde, die Beschaffenheit der Zellmembranen in Betracht. Unsere Darstellungen über Kapillarität gehen unwillkürlich aus von anorganischen Körpern, deren kapillare Hohlräume

---

1) Vgl. z. B. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie, 5. Aufl., p. 215; Strasburger, Großes mikr. Praktikum, 5. Aufl., 1913, p. 301. Haberlandt stellt das Absorptionsgewebe der Bodenwurzeln (aus lebenden Zellen gebildet) dem der Luftwurzeln gegenüber.

2) Vgl. z. B. Haberlandt, Botanische Tropenreise, 2. Aufl., 1910, p. 169.

3) Dementsprechend gibt auch Holle (H. Holle, Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden (Flora, Bd. 108, 1915) an, daß bei Onci diumflexuosum sich Zellen mit nichtdurchlöcherten Wänden mit Wasser füllen.

von einander durch Wasser nicht durchlassende „Wände“ getrennt sind. Daher rührt z. B. vielleicht auch die Äußerung von Sachs[1]), die Theorie, nach welcher das im Holze aufsteigende Wasser sich nur in Kapillarröhren bewegen solle, falle von selbst schon deshalb hinweg, weil die Holzzellen der Koniferen und Laubhölzer nicht in offener Verbindung stehen.

Falls die Membranen für Wasser (und Luft) durchlässig sind, kann auch von einer geschlossenen Zelle zur anderen Wasser durchdringen, selbst wenn es sich um ein keineswegs für die Wasseraufnahme angepaßtes Gewebe handelt. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man ein Stück Hollundermark auf oder (beschwert) in Wasser legt. Die Zellen dieses Gewebes sind bekanntlich nur mit Luft erfüllt, die Zellwände verholzt. Nach einiger Zeit füllen sich die Zellen mit Wasser, so daß das Stück nach etwa 14 Tagen in Wasser untersinkt. Wenn man statt Wasser Safraninlösung nimmt, dringt diese in die Zellhöhlungen ein, und färbt die Wände. Die Luft, welche die Zellen ursprüglich erfüllt, muß natürlich entweder ganz oder teilweise verdrängt, oder im Wasser gelöst werden.

Dünne Streifen (die aber nur an der Schnittfläche geöffnete Zellen enthalten) wurden mit dem unteren Drittel in Wasser gestellt: I wog ursprünglich 10 mgr, II 15 mgr, nach 24 St. I 132 mgr, II 142, also eine Zunahme bei I um etwa 1200%, bei II um etwa 900%. Daß dabei die kapillare Füllung der durch den Schnitt geöffneten Zellen nur eine ganz untergeordnete Bedeutung hat, braucht kaum bemerkt zu werden. Es handelt sich ganz überwiegend um eine Füllung der unverletzt gebliebenen Zellen. Eine etwa 1 mm dicke Scheibe von Hollundermark wurde luftdicht auf eine Glasröhre aufgekittet und diese mit der Luftpumpe in Verbindung gesetzt[2]). Wenn die Hollundermarkscheibe auf Wasser aufgesetzt wurde, konnte dieses nach etwa einer Minute durchgesogen werden. Dabei wurde die Hollundermarkscheibe (Sonnenrosenmark verhält sich ganz ähnlich) aus der Mitte des Markkörpers genommen, da in der Peripherie am Marke noch Gefäße anhaften können.

Daß nicht etwa Löcher in den getüpfelten Membranen vorhanden sind, zeigt die Tatsache, daß Suspensionen (benützt wurde Berliner Blau) nicht in die Zellen hineingehen, Injektion unter der Luftpumpe gelingt zwar mit Wasser (jedenfalls auch mit Lösungen), aber nicht mit

1) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., p. 214.

2) Nach Amelung (Über mittlere Zellgrößen, Flora LXXVII (1893), kommen auf 1 mm des Markes von Sambucus nigra durchschnittlich sieben Zellen.

einer Suspension. Diese Erfahrungen zeigen, daß tote Zellen sich mit Wasser füllen können, auch ohne daß lebende dabei mitwirken und ohne daß die toten Zellen durch Kohäsionszug deformiert („geschrumpfelt") waren. Voraussetzung ist eine bestimmte Beschaffenheit der Membran: diese muß benetzbar und für Wasser (eventuell auch für Luft) leicht durchlässig sein. Je mehr das der Fall ist, desto rascher erfolgt die Füllung. Es ist so, als ob die Membranen als Abschlußmittel für Wasser und Lösungen gar nicht vorhanden, aber doch durch Herstellung kapillarer Hohlräume wirksam wären.

Selbstverständlich muß das Wasser — wenn wir der Einfachheit halber bei diesem bleiben — zunächst die Membran imbibieren (wobei z. B. bei Clivia die Verdickungsleisten quellen können). Es kleidet dann die inneren Membranflächen aus und sammelt sich zunächst in den Kanten und Ecken. Nach der (auch von mir geteilten brieflich geäußerten) Auffassung Steinbrincks, dem ich für seine freundliche Äußerung auch hier danken möchte, entstehen hierdurch Menisken, die nunmehr eine Saugwirkung auf das Außenwasser ausüben. Dieser Saugung wirkt der Widerstand der eingeschlossenen Luft entgegen. — Die Füllung wird um so weniger Zeit beanspruchen, je rascher die Luft entweder durch Löcher entlassen oder durch Lösung und Diffusion beseitigt wird [1]).

Einige Wägungen zeigen, daß die Lösung der Luft in dem Füllwasser von Bedeutung ist. Es wurde in der einen Versuchsreihe lufthaltiges destilliertes Wasser verwendet, in der anderen ausgekochtes und dann abgekühltes.

An je drei Stücken Hollundermark betrug innerhalb von 7 Tagen die Gewichtszunahme in lufthaltigem Wasser im Mittel 34,84%, in dem ausgekocht gewesenen 87,88%. Die Zahl der Wägungen müßte nur eine größere sein, um das Ergebnis als ein wirklich gesichertes betrachten zu können.

Selbstverständlich kann bei einem toten Gewebe, welches an ein lebendes grenzt, noch anderes dazukommen: es wäre z. B. denkbar, daß durch die Atmungstätigkeit der lebenden Rindenzellen und die leichtere

1) Nicht überall liegen die Verhältnisse gleich. Auch die leeren Zellen am Ende der Blätter von Bryum argentum füllen sich z. B. mit Wasser, wenn sie damit benetzt werden. Luftblasen konnten dabei an frischen Pflanzen nicht beobachtet werden. Wahrscheinlich liegt die obere Wand dieser Zellen der unteren dann, wenn diese leer sind, so an, daß ein lufthaltiges Zellumen kaum vorhanden ist. Auch vergrößern sich die Zellumfänge etwas durch Quellung, so daß bei Befeuchtung zunächst ein luftverdünnter Innenraum, welcher sich rasch mit Wasser füllt, entstehen wird.

Löslichkeit der Kohlensäure zeitweilig im Velamen eine Luftverdünnung eintritt, welche den Eintritt von Wasser begünstigt oder eine Anreicherung der in den Velamenzellen enthaltenen Luft an Kohlensäure, was ebenso wirken würde. Indes lag es uns ferne, diese Fragen zu prüfen, vielmehr handelte es sich nur um die, ob das Velamen Wasser leicht aufnimmt und an die Wurzel abgibt.

Die Wasseraufnahme durch das Velamen der Clivia-Erdwurzeln läßt sich schon durch Verschwinden von Wassertropfen, die auf lufttrockenes Velamen gebracht wurden, erkennen[1]). Legt man ältere Wurzelstücke, deren Schnittflächen mit Paraffin verschlossen sind, in Wasser, so kann man unter dem Präpariermikroskop den Austritt zahlreicher Luftblasen beobachten.

Wägungen ergeben folgendes. Zunächst suchten wir eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie das stark entwickelte Wurzelsystem von Clivia sich nach seinem Gesamtgewicht zu dem Rhizom und den oberirdischen Teilen verhält, weil daraus auch hervorgeht, welche Wassermengen in den lebenden Zellen der Wurzeln gespeichert sind.

Eine gut entwickelte Pflanze, die seit $1^1/_2$ Jahren im Topfe stand, wurde ausgetopft und das Wurzelsystem sorgfältig ausgewaschen. Dann ließ man die Wurzeln abtrocknen, bis keine Flüssigkeit mehr äußerlich zu sehen oder zu fühlen war.

Das Gesamtgewicht betrug . . .	1309 g,
Rhizom mit Blättern	611 g,
Wurzeln	698 g.

Das Wurzelsystem übertraf also — offenbar infolge seiner fleischigen Ausbildung – an Gewicht den Sproßteil. Dieser kann deshalb auch beträchtliche Wasserverluste aus dem im Wurzelsystem in den lebenden Zellen gespeicherten Wasser decken.

Die Wurzeln wurden abgeschnitten, alle Spitzen (mit Wurzelhaaren) und alle Schnittflächen mit Kolophonium-Ceresin geschlossen und das Gewicht der Verschlußmasse bestimmt (26 g). Nach $17^1/_2$ Stunden wogen:

Rhizom + Blätter 596,5 g (Wasserverlust 2,37 %),

Wurzel allein (Verschlußmasse abgerechnet) 621,5 g (Wasserverlust 10,96 %).

In einem trockeneren Raume würde der Gewichtsverlust der Wurzeln erheblich größer gewesen sein.

Die Wurzeln wurden dann 2 Stunden in Wasser gelegt, abtrocknen

1) Die verschiedenen Velamenpflanzen verhalten sich — ebenso wie die Orchideenwurzeln — in dieser Hinsicht verschieden.

gelassen und mit Filtrierpapier nachgetrocknet. Die Gewichtszunahme betrug 53,5 g = 8,61 %. Es darf wohl angenommen werden, daß das aufgenommene Wasser der Hauptsache nach noch im Velamen war.

Nach weiteren 3½ Stunden im Wasser hatten die Wurzeln ihr ursprüngliches Gewicht nahezu wieder erreicht. Das Rhizom mit Blättern hatte in 23 Stunden nur 4 g Wasser verloren — die Wurzeln hatten also mit ihrem Velamen in 2 Stunden etwa 14mal mehr Wasser aufgenommen als die Blätter in 24 Stunden verdunstet hatten. Unter anderen Bedingungen würde der Transpirationsverlust der Blätter jedenfalls ein größerer gewesen sein. Doch sind sie durch dicke Kutikula, Einsenkung der Spaltöffnungen u. a. gegen starke Transpiration geschützt.

Von weiteren Wägungen sei zunächst angeführt, daß das Velamen der Wurzeln das Austrocknen verlangsamt.

Drei Wurzeln von Clivia verloren, mit Velamen an der Luft liegend, in 22 Stunden durchschnittlich 40 % Wasser, solche, bei denen das Velamen nebst Exodermis entfernt worden war, 86 % — wobei bemerkt sei, daß die Exodermis bei Clivia zwar verkorkt, aber dünnwandig ist.

Da indes die Wurzeln durch Wasserverlust anscheinend nicht rasch geschädigt werden, so dürfte die Bedeutung des Velamens als Transpirationsschutz beim Austrocknen des Bodens keine sehr wichtige sein.

Die Prüfung der Wasseraufnahme ergab folgendes:

Untersucht wurden Wurzelstücke mit Paraffinverschluß an beiden Enden. Crinum Mac Owani (24 Stunden an der Luft gelegen):

	I	II	III
Gewicht der trockenen Wurzel in Gramm:	0,839	0,448	0,653
½ Stunde in Wasser	0,937	0,518	0,736
5 Stunden in Wasser	1,247	0,866	1,032
22,5 Stunden in Wasser	1,625	1,177	1,405
Gewichtszunahme	93,69%	162,72%	115,16%
Das Gewicht vor dem Trocknen hatte betragen:	1,513	0,940	1,281

Es war also mehr Wasser aufgenommen worden als vorher abgegeben war. Das Volumen des ganzen Wurzelstückes wurde bei I berechnet auf 1520 cbmm, der Wurzel ohne Velamen auf 1256. Das des Velamens betrug also 264 cbmm, aufgenommen wurden 0,786 g = 786 cbmm Wasser. Das Velamen mußte also in 22½ Stunden dreimal gefüllt worden sein und hatte mindestens zweimal seinen Inhalt nach innen abgegeben. Bei II mußte das Velamen viermal gefüllt worden sein.

Bei Haemanthus Catharinae betrug die Gewichtszunahme (bei Aufnahme von Wasser durch das Velamen hindurch) in 22,5 Stunden in Wasser durchschnittlich 5 %.

Sehr bedeutende Zunahmen ergaben sich auch bei Amaryllis Belladonna, Nerine curvifolia und Asparagus Sprengeri, doch genügen wohl schon die angeführten Zahlen. Bei Clivia wurden auch Wurzeln untersucht, welche durch Kochen oder Austrocknen getötet worden waren, im übrigen aber ebenso behandelt wurden, wie die lebenden. Es ergab sich, daß auch diese Wurzeln sehr bedeutende Mengen von Wasser durch das Velamen aufnahmen und wieder „turgeszent“ wurden, was zeigt, daß die Membranquellung dafür von Bedeutung ist. Offenbar wird Wasser hier auch in die abgetöteten Zellen der Wurzelrinde usw. aufgenommen. Nur war zum Straffwerden eine längere Zeitdauer notwendig als bei der lebenden Wurzel.

Zahlreiche andere Versuche (auch mit oben nicht erwähnten Pflanzen), z. B. solche, die zeigen, daß man durch das Velamen erhebliche Mengen von Wasser hindurchsaugen kann, können unerwähnt bleiben. Daß nicht nur Wasser, sondern auch Lösungen durch das Velamen in die lebenden Wurzelzellen gelangen, zeigt schon die Tatsache, daß durch 10%ige Salpeterlösung (die nur durch das Velamen eindringen konnte) die lebenden Wurzelzellen plasmolysiert bzw. getötet werden.

Nitrat ließ sich in manchen der Erde entnommenen Cliviawurzeln nachweisen, in anderen nicht. Wurde letzteren 1%ige Salpeterlösung durch das Velamen zugeführt, so ergab sich mit Diphenylaminschwefelsäure Blaufärbung (zuweilen mit deutlicher Bevorzugung der „Durchlaßzellen“).

In verdünntes Lithiumnitrat gelegte Wurzeln, deren Velamen nach einiger Zeit sorgfältig abgeschabt wurde, ergaben bei spektroskopischer Prüfung des Wurzelgewebes das Vorhandensein von Lithium, das sonst in der Wurzel fehlt. Verdünnte Methylviolett- und Methylenblaulösung ergab intensive Färbung der Velamenwände; in die Exodermis und das Rindengewebe war der Farbstoff — so lange die Zellen zweifellos lebend waren — nicht eingedrungen. Wohl aber war Wasser aus der Farbstofflösung in die Rinde gelangt, da die anfangs durch Austrocknen geschrumpfte Wurzel prall wurde.

Die Bedeutung der Durchlaßzellen wird man darin suchen, daß sie dem Velamen Wasser und Lösungen entziehen und es den lebenden Rindenzellen zukommen lassen, während für die mit verkorkten Wänden versehenen toten „Langzellen“ der Exodermis eine ausgiebige Wasseraufnahme wenig wahrscheinlich ist.

Indes lag eine Aufklärung dieses Vorganges nicht in unserer Absicht. Es sei nur erwähnt, daß Naphtholgelb (das von Goppelsröder

als besonders schnell und leicht diffusibel bezeichnet wird) bei Agapanthuswurzeln, die in eine verdünnte Lösung dieses Farbstoffes eingestellt wurden, in 15 Minuten die Wände vor den Durchlaßzellen und deren Rückenwand (Innenwand) stark gelb gefärbt hatte, das Plasma war leicht gelb gefärbt und — wie Plasmolyse zeigte — noch lebend. Die Außenwände der Langzellen der Exodermis waren hellgelb, das Velamen fast nicht, die Rindenzellen gar nicht gefärbt. Bei Aspidistra waren nach 25 Minuten Velamen und Exodermis stark gefärbt. Die „Stabkörper" nehmen viel Farbe auf, ebenso z. B. Methylviolett, Eosin, Fuchsin.

An der Aufnahme von Wasser und Lösungen durch das Velamen ist also nicht zu zweifeln.

Eine andere Frage ist, ob wir den Besitz eines Velamens als eine „Anpassung" dieser Erdwurzeln betrachten dürfen. Daß tote, undurchlöcherte Pflanzenzellen Wasser und darin gelöste Stoffe aufnehmen können, ohne daß diese Eigenschaft für die Pflanze von irgendeiner derzeit erkennbarer Bedeutung ist, sahen wir ja auch bei dem toten Mark einiger Pflanzen. Das schließt aber natürlich keineswegs aus, daß diese Eigenschaft, die ja bei den Velamenzellen in besonderer Weise hervortritt, von den Wurzeln unter bestimmten Bedingungen ausgenützt werden kann — wie das ja auch bei Orchideen und einigen Araceen der Fall ist. Namentlich wird an Standorten, welche zeitweilig wasserarm sind, in Betracht kommen, daß durch den Besitz eines Velamens die wasseraufnehmende Oberfläche eine bedeutend größere ist, als wenn nur die mit lebenden Zellen und lebenden Wurzelhaaren besetzte Zone der Wurzel in Betracht käme, und daß durch das Velamen nicht unbeträchtliche Wassermengen — die sonst der Wurzel nicht zugute kämen — festgehalten werden können. Daß das Velamen wie andere poröse Körper im dampfgesättigten Raum Wasserdampf absorbiert und kondensiert, mag unter Umständen gleichfalls von Bedeutung sein. Indes halte ich es für nicht ausgeschlossen, daß ein Velamen auch an Wurzeln sich findet, die es „nicht nötig" haben.

Wie andere Strukturen kann auch das Velamen einer Rückbildung unterliegen.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Glück erhielt ich einige Wurzeln von dem im Heidelberger botanischen Garten kultivierten Crinum aquaticum — einer Art, die, wie der Namen besagt, an ständig feuchten Standorten[1]) lebt.

1) Vgl. die Standortangaben für einige Crinum-Arten in Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, 1889, p. 128. Wie weit z. B. Cr. aquaticum ständig feuchte Standorte bewohnt, ist fraglich.

Wurzelhaare waren an den untersuchten Wurzeln nicht vorhanden. Das Velamen bestand aus einer bis zwei Zellschichten leerer, sehr dünnwandiger Zellen ohne Verdickungsleisten und Tüpfelung. Dagegen traten die Durchlaßzellen auf dem Längsschnitt sehr auffallend hervor dadurch, daß sie nach außen hin viel breiter sind als nach innen (Fig. 2). Das Velamen ist offenbar so gut wie bedeutungslos geworden. Die Durchlaßzellen treten als Stellen der Wasser- und Nährstoffaufnahme besonders deutlich hervor, sie ersetzen offenbar die fehlenden Wurzelhaare[1]) und können bei einer in ständig feuchten Umgebung lebenden Wurzel das leicht tun.

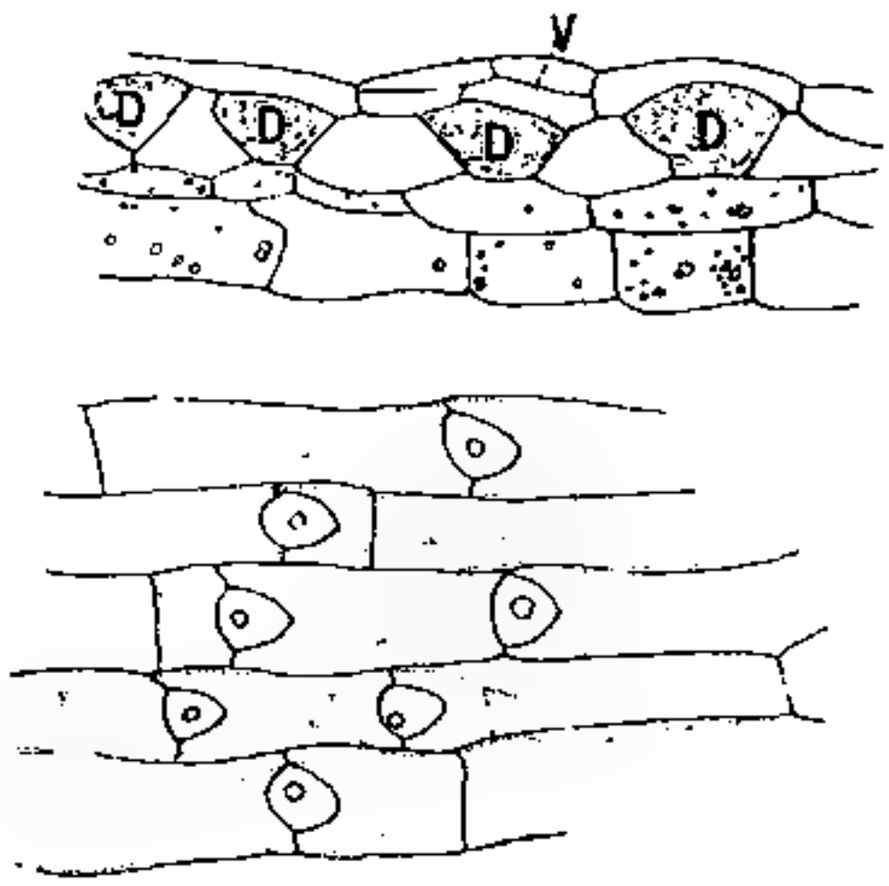


Fig. 2. Oben Längsschnitt durch den äußeren Teil einer Wurzel von Crinum aquaticum. *D* Durchlaßzellen, unten Flächenschnitt von innen. *V* Velamen. In der unteren Figur sind die Grenzen der Velamenzellen punktiert.

Daß auch sonst durch ein einschichtiges Velamen Wasseraufnahme stattfinden kann, ist anzunehmen. Indes lag die Untersuchung derartiger Fälle außerhalb der hier verfolgten Fragestellung. Erwähnt sei nur, daß z. B. lufttrockene Wurzeln von Hemerocallis flava in Wasser gelegt zahlreiche Luftblasen aus dem Velamen entweichen ließen, also Wasseraufnahme in dieses zeigten. Ob das Wasser durch die lebenden Zellen in das Innere der Wurzel gelangt, wurde nicht untersucht, es liegt aber kein Grund vor, daran zu zweifeln.

Es wurde ferner geprüft, ob die Wurzeln, die mit einem meist lufthaltigen Velamen versehen sind, auch im Wasser leben und in diesem ihr Velamen ausbilden können.

Es wurden deshalb Rhizome von Clivia, Agapanthus und Aspidistra in Wasser, späterhin Nährlösung kultiviert. Die vorhandenen Wurzeln starben bald ab und gingen in Fäulnis über. Sie wurden sorgfältig entfernt, um Fäulnis des Rhizoms zu verhüten. Dann bildeten sich an den Rhizomen in gegen den Vegetationspunkt des Rhizoms fortschreitender Reihenfolge neue Wurzeln. Es ergab sich bei Clivia eine bedeutende Hemmung der Velamenbildung — statt vier bis fünf Zellschichten (deren Zellen mit Verdickungsleisten besetzt sind) waren nur zwei vorhanden (an der Basis einer untersuchten Wurzel drei).

1) Ob diese immer fehlen, kann nur an mehr Material, als mir zu Gebote stand, ermittelt werden.

Die Zellen des Velamens waren anscheinend kleiner als die normalen, die Wandverdickungen spärlicher entwickelt. Die Ausbildung des Velamens stimmte der Hauptsache nach überein mit der an der ersten Wurzel einer Keimpflanze. Auch bei ihr waren nur zwei bis drei Zellschichten (mit Verdickungsleisten, die weniger stark als die an den Wurzeln älterer Pflanzen ausgebildet waren und mit weniger stark verdickten Durchlaßzellen) vorhanden.

Bei Agapanthus, dessen Wurzeln gewöhnlich drei Zellschichten mit getüpfelten Zellwänden besitzen, waren gleichfalls nur zwei Zellschichten vorhanden (Fig. 3).

Es ist wohl anzunehmen, daß der Bau des reduzierten Velamens der im Wasser entwickelten Wurzeln dem der in Erde gewachsenen Keimlingswurzeln entspricht, doch gelangten solche nicht zur Untersuchung. Auffallend war bei den Wasserwurzeln die Förderung ihrer Verzweigung. Dabei traten zunächst oberhalb der Stellen, an denen später die Seitenwurzel durchbrach, weißliche, den bei Feuchtkultur auftretenden Lentizellen-Wucherungen ähnliche Zellhügel hervor, meist auf der dem Rhizom abgekehrten Außenseite der Wurzeln. Sie entstanden an den Stellen, an denen das Hautgewebe der Wurzeln (einschließlich der Exodermis) durch die Ausdehnung eines interzellularraumreichen über der Seitenwurzelanlage liegenden Gewebes gesprengt worden war.

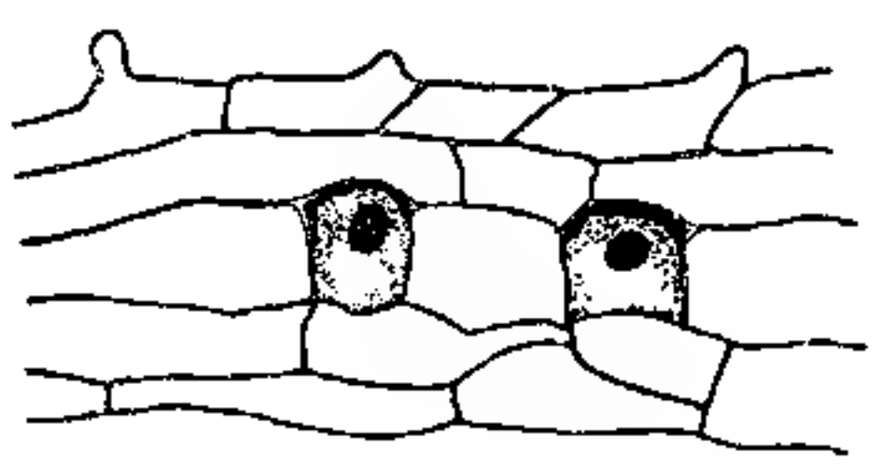


Fig. 3. Agapanthus umbellatus. Längsschnitt durch eine Wurzel einer Wasserkultur, etwa 5 cm hinter der Wuzelspitze. Durchlaßzellen punktiert. Vergr. etwa 170×.

Die Hemmung der Velamenbildung im Wasser kann nicht ohne weiteres dem Einfluß des Wassers zugeschrieben werden. Es ist zu bedenken, daß durch Absterben des Erdwurzelsystems ein bedeutender Substanzverlust herbeigeführt wurde, der von Einfluß auf die Ausbildung der Wurzeln sein kann, ähnlich wie ja auch den Keimwurzeln weniger Baumaterial zur Verfügung steht als den später entwickelten. Es wurde schon erwähnt, daß das Velamen an der ersten Wurzel der Clivia-Keimpflanze weniger stark entwickelt ist als an späteren. Das Velamen einer Keimpflanze (das zahlreiche Wurzelhaare trug), war nur zwei- bis dreischichtig und die Durchlaßzellen hatten weniger stark verdickte Wände. Es wäre zwar möglich, daß später, wenn die Pflanze sich von dem Wurzelverlust erholt hat, Wurzeln mit stärker entwickeltem Velamen auch im Wasser gebildet werden. Bis jetzt ist dies aber nicht der Fall.

Jedenfalls ist aber so viel sicher, daß die Ausbildung des Velamens beeinflußbar ist und daß neugebildete Wurzeln dieser xerophilen Pflanze auch in einem ihnen ungewohnten Medium, in Wasser sich entwickeln können, wenn man die Pflanzen vor Fäulnis schützt[1]). Wenn wir annehmen, daß zur Ausbildung eines typischen Velamens einerseits eine bestimmte Befähigung der Pflanze, andererseits bestimmte Außenbedingungen gehören, so wird uns verständlicher werden, weshalb gerade unter den Bewohnern zeitweilig wasserärmerer Standorte sich eine Anzahl Erdwurzeln mit Velamen befinden.

Da die Erdwurzeln einer Anzahl von Pflanzen ein dem einiger Epiphyten nach Bau und Leistung gleichwertiges Velamen besitzen, so lag die Frage nahe, ob diese Pflanzen nicht auch zu einer epiphytischen Lebensweise befähigt seien, um so mehr, als ja die Blätter z. B. bei Clivia deutlich „xerophile" anatomische Ausbildung aufweisen.

Es wurden zwei Pflanzen von Clivia nobilis aus der Erde genommen, die Wurzeln abgespült und auf Baumfarnstücke mit etwas totem faserigen Substrat (Sphagnum u. a.) aufgebunden, wie man das in unseren Gewächshäusern mit epiphytischen Orchideen zu tun pflegt. Wie diese wurden sie mit dem Wurzelteil öfters „getaucht". Die alten Wurzeln gingen großenteils zugrunde, sie scheinen bei diesen Pflanzen recht empfindlich zu sein. Es entwickelten sich aber kräftige neue mit zahlreichen Wurzelhaaren. Sie drangen — sei es infolge von negativem Phototropismus oder von positivem Hydrotropismus — in das poröse Substrat ein, und da sie unter diesen Umständen seit Monaten gedeihen und sogar zur Blüte gelangten, so kann man sagen, daß (wenigstens in einem feuchten Gewächshaus) Clivia nobilis wie ein Epiphyt gezogen werden kann. Das beweist freilich nicht, daß die Pflanze auch unter ungünstigen Bedingungen, namentlich an ihren natürlichen Standorten, dauernd als solcher wachsen kann. Doch bringt sie wenigstens zwei für epiphytische Lebensweise passende Eigenschaften mit, einen „xerophilen" Blattbau und den Besitz eines gut entwickelten Velamens. Dieses war nämlich bei den als Epiphyten gezogenen Pflanzen — im Gegensatz

---

1) Man kann auch manche Kakteen, z. B. Opuntia-Arten (aber durchaus nicht alle Arten) als „hygrophile" Pflanzen ziehen, und für Mimosa pudica wurde gezeigt, daß sie als Sumpfpflanze kultiviert Aerenchym bilden kann. Alles das beweist, daß viele Pflanzen Befähigungen besitzen, die nicht durch „Anpassung" entstanden sind und für gewöhnlich gar nicht in Tätigkeit treten (vgl. Goebel, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, Jena 1920, p. 399).

zu dem für die Wasserkulturen angeführten — nicht verringert[1]), obwohl die alten Wurzeln auch hier zugrunde gegangen waren. Das spricht dafür, daß die Hemmung der Velamenbildung bei den in Wasser bzw. Nährlösung entstandenen Wurzeln tatsächlich durch die veränderte Umgebung bedingt ist.

Daß auch bei anderen Pflanzen sich ähnliche Fälle finden werden, ist sehr wahrscheinlich. So machte schon Hofmeister[2]) darauf aufmerksam, daß die Rindenschicht, welche den Zentralzylinder der Platyceriumwurzeln umgibt, „in sonderbarer Analogie mit baumbewohnenden Orchideen und Aroideen“ netzfaserig verdickte Wände zeigt. Straszewski[3]) fand, daß an ausgetrockneten Wurzeln das Wasser in diese Zellen bis zum Zentralzylinder eingedrungen war, gibt aber nicht an, ob es sich dabei um tote oder lebende Zellen handelt.

Wenn wir die anfangs aufgeworfene allgemeine Frage zum Schluß noch einmal ins Auge fassen, so geht aus dem Mitgeteilten ohne weiteres hervor, daß der Besitz eines wohl entwickelten Velamens keineswegs auf epiphytische Orchideen und Araceen beschränkt ist, sondern auch einer ganzen Anzahl von Erdwurzeln zukommt. Daß er auch für diese von Nutzen sein kann, wurde nachzuweisen versucht.

Es ist also anzunehmen, daß die Orchideen u. a. ein Velamen schon besaßen, ehe viele davon zur epiphytischen Lebensweise übergingen.

An einem anderen Orte soll darauf hingewiesen werden, daß auch andere merkwürdige „Anpassungen“ der Wurzeln von Epiphyten u. a. sich von den Eigenschaften der Erdwurzeln ableiten. Nur sind diese nicht bei allen Pflanzen gleich und vielfach treten sie bei den Erdwurzeln nicht hervor.

So haben viele (nicht alle) von diesen die Fähigkeit zu ergrünen, von der sie aber unter gewöhnlichen Verhältnissen keinen Gebrauch machen. Und wer weiß, ob nicht auch irgendwelche Erdwurzeln unter dem Einfluß des Lichtes sich abflachen und dorsiventral werden können wie die mancher Orchideen.

---

1) Wenigstens was Zahl und Verdickung der Velamenzellen betrifft. Messungen über deren Größe usw. wurden nicht vorgenommen.

2) W. Hofmeister, Beitr. zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen, p. 654.

3) H. v. Straszewski, Die Farngattung Platycerium, Flora, Bd. CVIII, (1915), p. 283.

Zusammenfassung.

1. Das Vorhandensein eines mehrschichtigen, aus toten Zellen bestehenden Velamens ist nicht — wie meist angegeben wird — auf epiphytische Orchideen und Aroideen beschränkt. Es findet sich — ganz abgesehen von terrestrischen Vertretern der beiden genannten Monokotylenfamilien — auch bei einer Anzahl nicht epiphytischer Monokotylen.

2. Das Velamen saugt sich bei den untersuchten Pflanzen mit Wasser voll und läßt auch Salzlösungen (nicht aber Suspensionen) in das Innere der Wurzeln hindurchtreten. Es stimmt also nicht nur in seinem anatomischen Bau, sondern auch in seinen Leistungen mit dem der Orchideen überein. Auch bei diesen also ist anzunehmen, daß der Besitz eines Velamens nicht in Verbindung mit der epiphytischen Lebensweise „erworben“ wurde, sondern schon vor dieser vorhanden war.

3. Die Wasseraufnahme erfolgt nicht durch Löcher in den Zellwänden, sondern deshalb, weil die Zellmembranen für Wasser (und Luft) leicht durchlässig sind. Sie tritt — nur langsamer — auch bei anderen toten lufthaltigen Geweben, z. B. Hollunder- und Helianthusmark ein.

Bezüglich der Mengen des aufgenommenen Wassers sei auf den Text verwiesen.

Über Ruheorgane bei einigen Wasserpflanzen und Lebermoosen.

Von **Margarete Ringel-Suessenguth.**

Mit 1 Abbildung im Text.

I. Teil.

Die vorliegenden Untersuchungen knüpfen an an einige Beobachtungen Goebels, der darüber in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ II (S. 359 ff.) und im II. Teil der Organographie (S. 660—62) berichtet und an die Lützelburgs, in dessen „Beiträgen zur Kenntnis der Utrikularien“ (Flora 1909).

Über die Ruheperiode der Holzgewächse und Kräuter liegen eine ganze Reihe von Arbeiten vor. Sie sind großenteils im Anschluß an die Forschungen Johannsens über das Frühtreibverfahren entstanden.

Dagegen war bis jetzt wenig bekannt über die Ruheperiode unserer Wasserpflanzen und der Lebermoose, und zwar sowohl hinsichtlich der Organe, mittels deren diese Pflanzen Ruheperioden überdauern, als auch der Lebensverhältnisse und physiologischen Faktoren, die den Eintritt dieser Ruhe als eines stationären Zustandes bedingen und dann seine Aufhebung herbeiführen.

Alle Untersuchungen, die sich überhaupt mit der Frage nach der Ruhe der Organismen befassen, gehen darauf hinaus, zu prüfen, ob wir darin etwas im Organismus der Pflanzen fest gegründetes vor uns haben, oder aber ob die Ruhe nur durch äußere ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wird, ob also die Ruhe autonom oder aitionom ist.

Schimper und neuerdings Volkens und Simon hatten beobachtet, daß tropische Bäume in einem gleichmäßig warmen und feuchten Klima periodisch wachsen und ruhen. Sie sahen in dieser Unabhängigkeit von Temperatur und Luftfeuchtigkeit einen Beweis dafür, daß die Ruhe nur auf erblichen inneren Ursachen beruht. Im Gegensatz dazu zeigte Klebs 1911, daß diese Periodizität geändert werden kann.

Nach seiner Anschauung haben wir in der normal eintretenden Ruhe nicht den Ausdruck ererbter innerer Eigenschaften vor uns, sondern wir müssen darin den mittelbaren oder unmittelbaren Einfluß der Außenwelt erkennen.

Unabhängig von Klebs ist auch Lakon zum gleichen Ergebnis gekommen, während Kniep den angeführten Versuchen keine Beweiskraft zumißt, da die angewandten Mittel kein dauerndes Gedeihen der Pflanze gestatten, also nicht entscheidend sein können. Er sieht darin pathologische Erscheinungen und hält weiter an der autonomen Periodizität fest.

In den „Pflanzenbiologischen Schilderungen II_2" gibt Goebel an, daß es möglich sei, auch im Sommer jederzeit bei Myriophyllum verticillatum die Bildung von Winterknospen herbeizuführen. Turionen, die er im Herbst gesammelt hatte, trieben im warmen Zimmer im Januar aus und wuchsen dann in destilliertem Wasser weiter. Im April traten bereits neue Winterknospen auf. Ähnliche Resultate erhielt auch Wagner für die gleiche Pflanze.

Zunächst fragt es sich nun, wie der Versuch verläuft, wenn wir nicht von Winterknospen, sondern von kräftigen Pflanzen ausgehen, und ob die Pflanze da ebenso schnell mit der Bildung von Winterknospen reagiert, oder wenn wir die Frage nach dem physiologischen Kausalzusammenhang stellen, macht sich der Überschuß an Assimilaten gegenüber den nur in geringer Menge vorhandenen Aschenbestandteilen, der nach Goebel die Veranlassung zur Bildung der Winterknospen ist, auch unter diesen Umständen so bald fühlbar?

Das Versuchsmaterial war im Mai gesammelt. Die Pflanzen waren kräftig entwickelt, ca. 20—40 cm lang. Zunächst wurde versucht, sie auf gut durchfeuchtetem Torf unter einer Glasglocke als Landform zu kultivieren. Sie blieben frisch, wuchsen aber nur sehr wenig weiter und bildeten keine neuen Wurzeln. Als nach 6 Wochen, Anfang Juli, der Versuch abgebrochen wurde, hatten sich an jeder Versuchspflanze ein bis mehrere, teils end-, teils seitenständige Ruheknospen ausgebildet, die alle kaum mehr als 1 cm lang waren. Bei Versenken in Wasser konnten sie nicht sofort zum Austreiben und Weiterwachsen veranlaßt werden; vielmehr bildete die noch gesunde Mutterpflanze nach einiger Zeit neue Seitenzweige aus, die dann zunächst im Wachstum gefördert wurden. Leider wurden dann die ansitzenden Ruheknospen in ihrer Entwicklung nicht weiter beobachtet.

Eine andere Versuchsreihe wurde teils in Regenwasser, teils in destillierten Wasser angesetzt. Gut gereinigter Quarzsand diente zur

Befestigung der Wurzeln, während im andern Fall die Wurzeln abgeschnitten wurden.

Es trat bald die Bildung von Adventivwurzeln auf. Nährsalze hatten die Pflanzen in keinem Fall zur Verfügung. Trotzdem sie den ganzen Sommer in gutem Licht standen, zeigten sie keinen rechten Zuwachs, sahen kümmerlich und krank aus, bildeten aber weder den Hauptvegetationspunkt noch Seitensprosse zu Winterknospen um. Auch als in ein Kulturgefäß zweimal wöchentlich CO_2 eingeleitet wurde, fand keine Winterknospenbildung statt; das trat vielmehr erst Ende September ein, in zwei Fällen sogar erst im Oktober, als sowohl im Freien als auch in mit Nährlösung beschickten Kontrollversuchen deutlich Turionen ausgebildet waren.

Daß doch eine Salzaufnahme von wasserlöslichen Teilchen des Glases stattgefunden hat, ist mir nicht wahrscheinlich. Die Gläser hatten schon öfter zu Wasserkulturen gedient. Außerdem war es, wenn die Pflanzen in destilliertem Wasser aus Turionen herangezogen waren, auch zu einer baldigen Neuausbildung der Ruheorgane gekommen, wie in den Goebelschen Versuchen.

Zwei von den oben erwähnten Kulturen blieben dann den ganzen Winter über in einem an die Nordseite des Institutsgebäudes angebauten Kulturhaus („Nordhaus“) stehen. Sie bekamen nur morgens kurze Zeit Sonne. Die Turionen, die sich aus dem Vegetationspunkt gebildet hatten — seitenständige waren nicht aufgetreten — lösten sich nicht von den Mutterpflanzen. Sie trieben erst Ende März aus, hatten sehr fein zerteiltes, lichtgrünes Laub und kurze Internodien. Mitte Mai war das größte Pflänzchen erst 9 cm lang, das kleinste nicht ganz 7 cm. Ein erneutes Übergehen in den Ruhezustand war bis Ende Mai nicht zu beobachten.

Die geschilderten Versuche zeigen, daß eine Bildung von Turionen schon im Juni herbeizuführen ist (Torfkultur). Bei Wasserkultur, ohne Nährsalzzusatz traten die Winterknospen nur auf, wenn von Turionen, aber nicht, wenn von kräftigen Pflanzen ausgegangen wurde. Nicht Nährsalzmangel allein entscheidet also über das Auftreten der Hemmung, sondern auch die herabgesetzte Wasserzufuhr.

Ein im allgemeinen reaktionsfähigeres Material lag im Utricularia vulgaris vor. Hinderlich in der Kultur war die starke Bakterienflora, die sich sehr leicht in mit Utrikularien beschickten Aquarien auf den schleimigen Ausscheidungen der Pflanze ansiedelte.

Die Utrikularien reagieren auf Nährsalzmangel bei weitem leichter als Myriophyllum und auch hier wieder am leichtesten, wenn von einer Winterknospe ausgegangen wird, nicht von einer ganzen Pflanze.

Lützelburg zog auf ausgewaschenem feuchten Sand aus Turionen Pflänzchen heran, die er nach 17 Tagen für 5 Tage in Nährlösung brachte, damit sie sich kräftigen konnten, um sie dann von neuem auf feuchten Sand zu legen. Nach 27 Tagen hatten sich bei diesen Versuchen Turionen gebildet.

Ging ich bei meinen Versuchen von Winterknospen aus, so war die Neubildung ohne Zwischenschaltung einer Periode besserer Ernährung nach 19 Tagen, vom Tage des Austreibens an gerechnet, erfolgt. Ging ich aber von ca. 15 cm langen Pflanzen aus, die ich wie bei der Myriophyllumkultur auf Torf legte, so starben die Pflanzen sehr bald von hinten her ab, hatten aber schon nach 12 Tagen Turionen gebildet, die, wie Lützelburg schon bemerkt, schwächer behaart waren wie die normal ausgebildeten. Nach 3 Wochen war die Mutterpflanze ganz abgestorben, und es waren nur noch die kugeligen Knospen übrig, die 14 Tage (bis 15. Juli) in einer feuchten Kammer aufbewahrt wurden. In Sachs'sche Nährlösung gebracht, spreizten sich die ersten Blätter schon nach 5 Tagen und die Knospen trieben sehr schnell aus. Auf diese Weise ließen sich während der ganzen Vegetationsperiode Knospen heranziehen, die meist in Mehrzahl, bis zu 11 an einer Pflanze, auftraten, aber nur den geringen Durchmesser von 1—2½ mm aufwiesen, während kräftige Pflanzen Turionen mit 1—2 cm Durchmesser ausbilden.

Wurden kräftige Pflanzen in destilliertes Wasser gebracht, so erfolgte Turionenbildung erst nach 7—8 Wochen. Daß Nahrungsmangel vorzeitige Ausbildung von Ruheknospen bewirkt, geht auch daraus hervor, daß ungefütterte Utrikularien Büsgens (vgl. Goebel 1893 S. 206) unter Absterben von hinten her schon Mitte August Winterknospen bildeten. In den vorher beschriebenen Fällen hatte aber die herabgeminderte Wasserzufuhr wie bei den Torfkulturen von Myriophyllum die Bildung von Winterknospen beschleunigt. Leider wurde aber versäumt nachzuprüfen, ob und wann bei Fütterung der Blasen aber ungenügender Wasserzufuhr, durch Kultur auf feuchtem Torf oder Sand, Bildung der Ruheorgane eintrat. Es wäre dann vielleicht leichter möglich zu entscheiden, ob dem Nährsalz- oder Wassermangel bei Utricularia eine größere Bedeutung zuzuschreiben wäre.

Während also Kulturen bei Nährsalzentzug und verminderter Wasserzufuhr dieselben Resultate brachten, wie diejenigen Lützelburgs,

führte der Lichtentzug zu wesentlich anderen Ergebnissen. Eine Dunkelkultur führte bei meinen Pflanzen nicht wie bei denen Lützelburgs nach 7 Tagen ein sicheres Absterben ohne vorherige Knospenbildung herbei. Ich setzte die Versuchspflanzen zunächst täglich eine Stunde lang diffusem Tageslicht aus und ließ die Kulturen die übrige Zeit im Dunkelraum bei einer Temperatur von 15°. Die Pflänzchen wuchsen kümmerlich weiter, bildeten aber erst nach neunwöchentlicher Kultur Winterknospen. Von den am 23. Juli dauernd ins Dunkle gestellten Pflanzen waren am 14. August noch alle am Leben — sie hatten also den Lichtentzug mehr als dreimal so lange ausgehalten als die Pflanzen Lützelburgs — starben aber vom Ende her langsam ab und zeigten die Anfänge einer Winterknospenbildung, die am 20. August, wo die Versuche abgebrochen wurden, beendet schien.

Unter günstigen Ernährungs- und Temperaturverhältnissen ans Licht gestellt, trieben diese Knospen sofort wieder aus, während ihnen im Dunkeln, auch bei Kultur in Nährlösung, eine längere Ruheperiode aufgezwungen werden konnte, die sich allein durch Lichtzufuhr schon nach wenigen Tagen aufheben ließ. — Es hatten also Nährsalzmangel, Lichtmangel und herabgesetzte Wasserzufuhr im Sommer die Bildung der Ruheorgane herbeiführen können.

Ähnliche Ergebnisse wie die Kulturen mit Utricularia hatten auch diejenigen mit Myriophyllum geliefert, nur daß hier nicht immer ein sofortiges Austreiben herbeizuführen war.

Als die Kulturen aus dem Dunkelraum genommen wurden, waren Blätter und Achse der Turionen dicht mit Stärke angefüllt.

Bei anderen Dunkelkulturen ging ich von 5 cm langen Teilstücken aus. Hier traten schon nach einer Woche blattachselständige Winterknospen auf, die aber, schon wenn sie nur 8 Tage länger im Dunkelraum verweilt hatten, durch bloße Lichtzufuhr nicht mehr zu so schnellem Austreiben veranlaßt werden konnten. In den meisten Fällen trat dann eine 3wöchentliche Ruheperiode ein. Das entspricht der Angabe Goebels, wonach künstlich herangezogene Knospen erst „nach einer langen Ruhezeit“ austreiben sollen.

Wie ich auch an späteren Versuchen feststellen konnte, begünstigt offenbar der Zusammenhang der Winterknospe mit ihrer noch kräftigen Mutterpflanze das Austreiben gegenüber denen, die an einem Teilstück gebildet wurden. Möglicherweise bleiben Nährstoffe in der alten Pflanze, die nicht in die Knospe abtransportiert werden, aber später die Keimung zu begünstigen vermögen.

Die meisten mit Hydrocharis morsus ranae angestellten Versuche lieferten leider keine brauchbaren Resultate. Die Pflanzen waren in den Bassins und im Teich des botanischen Gartens und in den Gewässern der Umgegend nicht kultivierbar. Schuld daran, daß sie auch in destilliertem Wasser und Nährlösungen so schlecht weiter zu bringen waren, mag sein, daß die zu den Kulturen verwandten Glaswannen nicht groß genug waren und zu stark erwärmt wurden. Jedenfalls bildeten sie unter Verlust ihrer Blätter Ausläufer mit den meist sofort wieder austreibenden Knospen, durch die sie sich an ihnen zusagenden Standorten so überaus rasch vermehren. Aber nie wurden typische Winterknospen gebildet, die die Lamina ihrer äußersten Blätter gar nicht mehr richtig entwickeln und scharf gegen die Ausläuferachse zurückgebogen erscheinen (vgl. Glück II, Tafel VI, Fig. 74—76; Schenck, Biologie der Wassergewächse, Tafel VI, Fig. 6—8), während sämtliche Blätter der Sommerknospen als Schwimmblätter angelegt werden und die ganze Knospe eine Verlängerung der Achse bildet.

Die Sommerknospen waren aber immer in eine erzwungene Ruhe überzuführen, wenn sie rechtzeitig abgeschnitten wurden und in einer feuchten Kammer hell oder dunkel aufbewahrt wurden. So stand eine Anzahl von Knospen, die im Juli abgelöst wurden, bei günstigen Licht- und Temperaturverhältnissen bis zum Oktober, ehe sie wieder austrieben. Die Nahrungszufuhr war während dieser Zeit jedenfalls minimal, zumal keine Wurzelhaare gebildet wurden. Im August losgelöste Knospen, die bei schwachem Licht den Winter über gehalten wurden, trieben sogar erst aus, als Ende Februar helles, sonniges Wetter eintrat, die letzten sogar erst Mitte März. Wurden die Knospen aber vom Medium umspült, so konnte man bei letzteren schon im Januar ein Austreiben herbeiführen.

Die Pflanzen, die aus Winterknospen gezogen wurden und bald nach dem Austreiben in den Dunkelraum kamen, entwickelten ihre hier gebildeten Ausläuferknospen nicht weiter, sondern verharrten im Zustand der Ruhe. So konnten Pflanzen, die Ende November getrieben hatten und dann in Knop'scher Nährlösung ins Dunkle kamen, die Ausläufer, die sie gebildet hatten, lange Zeit in der hier sicher durch Lichtmangel erzwungenen Ruhe erhalten. Zwei von den Knospen, die in den ersten Maitagen noch nicht trieben, wurden abgeschnitten und ins Licht gestellt. Sie keimten schon nach 3 Tagen. Der Wundreiz hatte nicht das Austreiben bewirkt, denn zwei andere Knospen, die gleichfalls abgeschnitten, aber im Dunkelraum gelassen wurden, verharrten noch am 19. Juni in Ruhe.

Analog den Torfkulturen von Myriophyllum und Utricularia wurde die Kultur bei herabgeminderter Wasserzufuhr versucht. Ich pflanzte kräftige Exemplare von Hydrocharis in gut gereinigten Sand, den ich in einer Kultur mit Nährlösung, in einer anderen mit destilliertem Wasser feucht hielt. An den hier sehr kurzen Ausläufern wurden nach 14 Tagen Knospen gebildet, die erst austrieben, wenn sie wieder vom Wasser umspült wurden. — Ich möchte an dieser Stelle gleich erwähnen, daß auch die an Landformen von Myriophyllum gebildeten Turionen erst bei Überführung in Wasser zum Treiben gebracht werden können, sonst waren alle von mir versuchten Treibmittel wirkungslos. Dieser Vorgang konnte noch um einige Tage beschleunigt werden, wenn die Wurzeln vor dem Einsetzen in Erde entfernt wurden, während letzteres bei den Wasserkulturen keinen wesentlichen Einfluß hatte.

Ich kann hier zusammenfassend sagen, daß Hydrocharis morsus ranae nicht zur Ausbildung typischer Ruheorgane zu veranlassen war, daß aber die Sommerknospen, die sonst sofort weiter wachsen, in eine erzwungene Ruhe übergeführt werden konnten, und zwar durch Lichtentzug und Herabminderung der Wasserzufuhr. Eine Reaktion auf Nährsalzentzug bei Lichtzufuhr war nicht festzustellen. Das mag aber daran liegen, daß die Pflanzen nicht lange genug am Leben gehalten werden konnten, denn Myriophyllum und Utricularia reagierten ja auch erst nach längerer Zeit.

Um die Wirkung niedriger Temperatur zu prüfen, wurden Anfang Juli die Kulturgefäße mit den verschiedensten Lösungen beschickt und bei guter Beleuchtung dauernd auf 13—14° C abgekühlt, während vorher die Temperatur oft über 20° betragen hatte. Die Kulturgefäße enthielten Lösungen von $MgSO_4$, KH_2PO_4, KNO_3, KCl, Nährlösungen nach Knop und Sachs, abgekochtes Regenwasser und Leitungswasser. Schon nach 3 Wochen waren bei Utricularia vulgaris sämtliche Hauptvegetationspunkte zu kräftigen Winterknospen umgewandelt und wenige Tage später hatten sich auch in Blattachseln noch einzelne Turionen gebildet. Ein Unterschied in der Bildungsdauer bei Pflanzen in den verschiedenen Lösungen konnte nicht festgestellt werden. Der Mangel einzelner oder aller Salze hatte sich in der kurzen Zeit noch nicht bemerkbar machen können. — Alle bisher für Utricularia vulgaris angegebenen Versuche wurden auch mit Utricularia flexuosa unternommen, ohne daß es jemals zur Bildung einer Winterknospe gekommen wäre. Diese tropische Art scheint die Fähigkeit zur Knospenbildung ebensowenig zu besitzen wie Hottonia palustris, für die Schenck (Biologie der Wassergewächse) seinerzeit die Bildung von Hibernakeln angab. Weder Wasser-

noch Landform vermögen Turionen auszubilden, wie mir die verschiedensten Kulturversuche zeigten. Die Landform wuchs sogar, ohne einen Wachstumsstillstand zu zeigen, im hellen Gewächshaus üppig weiter, und die Wasserform hatte Glück den ganzen Winter im Freien beobachtet und festgestellt, daß nie die geringste Anlage einer Knospenbildung entsteht. — Die auf 13—14° abgekühlten Kulturgefäße, in denen die Winterknospenbildung bei Utricularia vulgaris eingetreten war, enthielten auch gleichzeitig Versuchspflanzen von Myriophyllum verticillatum. Auch diese bildeten meist zwei bis drei sowohl end- als seitenständige Turionen. An bewurzelten Exemplaren in Knopscher und Sachsscher Nährlösung waren sie in der Entwicklung um wenige Tage gegenüber den unbewurzelten und sämtlichen in den anderen Lösungen gehaltenen zurück. Dieser Ausschlag scheint durch die verminderte Nahrungszufuhr bedingt zu sein. Nicht der Mangel oder das Vorhandensein eines bestimmten Salzes beschleunigt den Eintritt der Ruhe oder schiebt ihn hinaus, sondern alle scheinen in gleicher Weise zusammenzuwirken.

Eine noch schnellere Bildung von Winterknospen infolge niedriger Temperatur an Pflanzen, die zuvor verhältnismäßig warm kultiviert wurden, konnte erzielt werden, wenn sie in einem Gebirgswasser bei einer Temperatur von $9^1/_2{}^0$ standen. Hier hatten sich bereits nach 14 Tagen an den Vegetationspunkten Winterknospen gebildet. Die Reaktion gegenüber den nur auf 14° abgekühlten, die bei etwas günstigerem Licht gestanden hatten und nach 4 Wochen ihre Turionen bildeten, trat also in der halben Zeit ein. Das wäre von den Fällen, in denen von einer gut ernährten ganzen Pflanze ausgegangen wurde, derjenige, in dem die Turionenbildung am schnellsten eintrat. Eine schnellere Bildung war nur dann zu erzielen, wenn Teilstücke in Dunkelkultur gehalten wurden, wie weiter oben schon ausgeführt wurde Daraus geht deutlich hervor, einen wie wichtigen Anteil die niedere Temperatur an der Bildung typischer Winterknospen hat[1]). — Während an den meisten mir bekannten Standorten Myriophyllum verticillatum Anfang September noch keine Anlage einer Winterknospenbildung zeigte, wenn die Pflanzen in 60—70 cm Tiefe standen und der Boden des Gewässers üppige Vegetation trug, konnten die ersten Anfänge dazu an sämtlichen Exemplaren gefunden werden, die am 2. Sept. 1919 in seichten Tümpeln im Dachauer Moor gesammelt wurden. Als einzige

1) Wahrscheinlich spielt hier auch die verminderte Nahrungszufuhr gleichzeitig eine Rolle, denn es steht fest, daß bei Herabsetzung der Temperatur auch die Nahrungsaufnahme eine wesentlich verminderte ist.

Vertreter höherer Pflanzen standen die Myriophyllen hier in einer Tiefe von 25—30 cm. Der Wasserspiegel war seit dem Sommer um 30 cm gefallen. Die vorhergehenden Wochen hatten bei hoher Tagestemperatur schon empfindlich kühle Nächte gebracht, und in dem seichten Tümpel waren die Pflanzen starken Temperaturschwankungen ausgesetzt. Das mochte die Ursache gewesen sein, die die Bildung so beschleunigt hatte. Daß nämlich gerade starke Temperaturschwankungen den Eintritt der Ruhe zu beschleunigen vermögen, geht aus einem Versuch im Februar hervor. Utrikularien, die im warmen Gewächshaus bei guter Ernährung kräftig entwickelt waren, wurden den Tag über bei einer Temperatur von durchschnittlich 25° kultiviert und standen nachts im Freien, wo die Temperatur oft unter 10° sank. Die Folge davon war, daß nach 18 Tagen eine Turionenbildung eintrat. Jedenfalls war das 5 Wochen später bei Freising gesammelte und das mir 7 Wochen später von Herrn Professor Glück in liebenswürdiger Weise übersandte Material — es stammte aus alten Torfstichen zwischen Hohenheim und dem Insultheimer Hof auf der Rheinebene — kaum so weit in der Entwicklung der Ruheknospen.

Der Unterschied von 5 Wochen, um den die Ruheperiode im Dachauer Tümpel früher eintrat, ist um so merkwürdiger, da ja der Standort von dem Freisinger nicht so weit entfernt ist, während der spätere Eintritt der Ruheperiode in der Rheinebene durch das dort herrschende milde Klima leicht verständlich erscheint. Denselben auffallenden Unterschied hatte übrigens auch Utricularia gezeigt. Das im Moor von Kirchseeon bei Rosenheim gesammelte Material zeigte im Oktober schon eine viel festere Ruhe als das aus Heidelberg gesandte, so daß dabei eine bloße Temperaturerhöhung kein sofortiges Austreiben mehr zur Folge hatte. Der Unterschied zwischen dem beiderlei Material trat auch schon äußerlich deutlich hervor. Zwar hatten sich die Turionen schon von den Mutterpflanzen gelöst und schwammen frei an der Oberfläche, doch erschienen die Heidelberger noch grün, während die bei Kirchseeon gesammelten braun aussahen und von einer dickeren Schleimschicht umgeben waren. Reservestoffe waren in beiden Knospensorten ungefähr in der gleichen Menge gespeichert. Es liegt also ein ähnlich verschiedenartiges Verhalten vor, wie es schon Goebel in den Pflanzenbiologischen Schilderungen erwähnt. Ihm gelang es in dem einen Jahr, die Knospen sofort durch erhöhte Temperatur zum Austreiben zu bringen, während im anderen „die unter gleichen Bedingungen gehaltenen Knospen erst im Januar austrieben". Dieser auffallende Unterschied zwischen dem beiderlei Material machte sich auch während

des ganzen Winters bemerkbar. Während die Heidelberger Utrikularien, wenn sie erst einmal angefangen hatten zu treiben, unter günstigen Lebensbedingungen kräftig weiterwuchsen, blieben die anderen meist auf den ersten Stadien stehen. Die Achse streckte sich höchstens um ihre eigene Länge, ein Weiterwachstum war aber nicht zu beobachten. Das trat erst nach mehreren Wochen ein. Offenbar sind diese Unterschiede in der Festigkeit der Ruhe zurückzuführen auf Differenzen in der Ernährung in der Zeit vor oder während der Bildung der Knospen. Vielleicht spielt auch der Zeitraum, in dem die Knospen gebildet wurden, eine Rolle, daß vielleicht die, die schnell entstehen — oft geht das in wenigen Tagen —, einer anderen Ruheperiode bedürfen als die, deren Bildung langsam vor sich geht. Wie bedeutsam der Mangel an Nährsalzen (Kultur in destilliertem Wasser), mehr aber noch an genügender Wasser- und Lichtzufuhr (Torfkultur, Kultur im Dunkelraum) und schroffe Temperaturunterschiede (Kultur im Gebirgsbach und Wechsel zwischen Gewächshausaufenthalt und dem im Freien im Februar) für den Organismus der Pflanze zu werden vermögen, geht aus den vorliegenden Versuchen zur Genüge hervor. Ich möchte an dieser Stelle noch einen Versuch erwähnen, auf den ich später in anderem Zusammenhang noch einmal zurückkommen muß. Am 7. Nov. 1919 hatte ich Turionen vom Heidelberger Material in ein gut geheiztes Gewächshaus gebracht und die Kultur (in Knopscher Nährlösung) unter einen Dunkelsturz gestellt. Während alle anderen Turionen erst Ende Januar trieben, hatte sich die eine Winterknospe schon am 22. Nov. um ihre eigene Länge gestreckt. Die End- und Seitenknospen gingen aber bald in neue Winterknospen über, die ans Licht gestellt sofort austrieben, während die anderen in der durch Dunkelheit erzwungenen Ruhe verharrten. Die erhöhte Temperatur und reichliche Nahrungszufuhr hatten den ungünstigen Einfluß der Dunkelheit nicht aufzuheben vermocht.

Ich habe oben schon darüber berichtet, daß es bei den Hydrochariskulturen in feuchtem Sand von Einfluß war für die frühere oder spätere Bildung von Ausläuferknospen, ob die Wurzeln der Versuchspflanzen abgeschnitten wurden oder nicht. Ich komme darauf bei Versuchen mit Pinguicula vulg. zurück. Normalerweise überwintert diese Pflanze durch Ausbildung von ein bis mehreren zwiebelartigen Ruheorganen. Die Zellen dieser Zwiebelblätter sind hier nicht nur ganz mit Reservestärke vollgepfropft, sondern die Membranen sind stark verdickt, während die Sommerblätter sehr dünne Zellwände ausbilden im Verhältnis zur Größe der Zellen. Jedes Zwiebelblatt besitzt nur ein ein-

ziges Gefäßbündel, das normale Blatt sieben bis neun. Drüsenhaare finden sich nur äußerst selten.

Wurzellos kultivierte Pflanzen bildeten schon nach 2 Wochen ihre Ruheorgane aus.

Das gleiche Ergebnis brachten Kulturen, die zwar bewurzelt, aber in sterilem Sand gezogen wurden und solche, die für 3 Wochen in destilliertem Wasser standen.

Es wurden dann noch Versuche vorgenommen, bei denen die Töpfe von unten her abgekühlt wurden, aber guter Besonnung ausgesetzt waren. Das Ergebnis war das gleiche wie bei den Kulturen der Wasserpflanzen[1]). Zusammenfassend kann ich also über die mit Pinguicula vulgaris vorgenommenen Versuche sagen, daß dieselben Faktoren, die eine Ausbildung von Ruheorganen bei Wasserpflanzen bedingen, auch hier Zwiebelbildung hervorrufen[2]). Pinguicula caudata und gypsicola bilden keine zwiebelartigen Ruheorgane aus. Die Blätter sind nur bedeutend kleiner, aber wie im Sommer flach ausgebreitet. Die der Vollständigkeit wegen mit diesen beiden Arten unternommenen Parallelversuche brachten das gleiche Ergebnis. Die Reaktion trat aber erst nach längerer Zeit (4 6 Wochen) ein, die wurzellosen Exemplare starben zum Teil vorher ab, so daß ich da nur dreimal die Umbildung in Wintertriebe herbeiführen konnte, während Kontrollexemplare normal weiter wuchsen.

Konnte einerseits die Bildung der Winterknospen bei Myriophyllum künstlich hervorgerufen oder in anderen Fällen wenigstens beschleunigt werden, so bestand andererseits auch die Möglichkeit, die Ruheperiode der betreffenden Pflanze künstlich hinauszuschieben, im Maximum bis zum Dezember, während im Normalfall die Winterknospen im Oktober fertig ausgebildet sind.

Glück hatte ein solches Hinausschieben der Ruheperiode auch schon im Freien beobachtet.

Wurden die Pflanzen während der Vegetationsperiode in möglichst geräumigen Gefäßen, die mit Sand untermischte Erde und darüber Regenwasser enthielten, herangezogen, so wuchsen sie kräftig weiter, ohne daß Anthocyanbildung eintrat, wie das im Freien infolge starker Beleuchtung zu geschehen pflegt. Mit Eintritt der ungünstigen Jahreszeit wurde die Wanne in ein anderes Haus gebracht, das zwar auch ungeheizt, aber besser beleuchtet war. Hier zeigten sich an einigen

---

1) Auch in diesem Fall trat Zwiebelbildung ein.

2) In Dunkelkulturen mit und ohne Nährsalzzusatz etiolierten die Pflanzen stark, ohne daß es in 10 Wochen zu einer Zwiebelbildung gekommen wäre.

Pflanzen erst in den letzten Novembertagen, an den anderen Mitte Dezember die ersten Anfänge einer Winterknospenbildung. Die Mutterpflanzen blieben trotzdem bis zum Frühjahr lebensfähig.

Die ersten Knospen trieben im Februar langsam aus, blieben aber auch jetzt noch mit der Mutterpflanze in Verbindung und wuchsen gemeinsam weiter.

Der Grund für die angegebene Verzögerung der Winterknospenbildung dürfte darin zu suchen sein, daß die Kulturbedingungen, wie sie während der Sommermonate bestanden hatten, künstlich länger als das am natürlichen Standort der Fall sein kann, erhalten wurden.

Ebenso läßt sich auch die Ruheperiode für Utricularia vulgaris hinausschieben oder verhindern. Die jüngsten Blätter meiner Pflanzen umschlossen den Vegetationspunkt fest und die Pflanze verharrte in diesem Zustand während der ungünstigsten Zeit, wuchs aber jeweils bei Verbesserung der Lichtverhältnisse nach einigen sonnigen Tagen sofort weiter. Ähnliche Beobachtungen teilt Klebs schon mit. Es lag also wie bei der oben erwähnten Myriophyllumkultur der Ansatz zur Knospenbildung vor, der wieder rückgängig gemacht wurde. Dieses Übergangsstadium war also einzig und allein durch ungünstige Lebensverhältnisse bedingt.

Die Ausbildung der Ruheorgane tritt demnach nicht aus inneren Gründen ein, denn sonst würde die Bildung ja nicht rückgängig gemacht, sondern wir haben auch in den vorliegenden Fällen eine durch äußere Faktoren induzierte Hemmung vor uns.

Die bei einer Anzahl von Lebermoosen in so reichlicher Menge gebildeten Brutknospen, ich erinnere nur an Lunularia und Blasia, treten in einzelnen Fällen auch als Überwinterungsorgane auf. So zieht die in Japan heimische Fegatella supradecomposita bei uns regelmäßig jeden Herbst ein, nachdem sie zuvor am Vegetationspunkt, der sich rasch hintereinander reichlich teilt, eine große Anzahl linsenförmiger Knöllchen gebildet hat. (Abb. bei Goebel Organographie II 1 Fig. 615). Nur in ganz vereinzelten Fällen bildet sich nur eine Knospe aus, besonders wenn die Kulturen bei verhältnismäßig sehr schwachem Licht den Sommer über gestanden haben. Wo beide Arten nebeneinander vorkommen, handelt es sich, wie schon Goebel vermutet hat, um zeitlich nacheinander entstehende Organe. Zur Bildung der ersten großen Knospe wird der Hauptvegetationspunkt aufgebraucht, während zur Bildung der 8—14 Tage später entstehenden kleineren Knospen junge Seitenlappen des Thallus verwandt werden. Das Wachstum der Knöllchen geht am Grunde fort, wo sich lange ein breiter Streifen meristematischen

Gewebes erhält, in dem auch später die Trennungsschicht entsteht. Die Knöllchen sind dicht mit Reservestärke gefüllt. An den größeren Knospen findet in der Nähe der Vegetationspunkte schon früh eine Differenzierung des Gewebes statt, so lassen sich die Anlagen der Luftkammern deutlich unterscheiden. Ein besonderer Knospenstiel wird nicht entwickelt, sondern es ist eine Zellschicht als besonderes Trennungsgewebe ausgebildet. Diese tritt schon an ungefärbten Schnitten sehr junger Knospenanlagen durch ihre dunkelbraune Färbung deutlich hervor. Sie umfaßt zunächst nur die Membran zwischen zwei Zellreihen, wird aber später als Grenzschicht in einer ganzen Zellreihe ausgebildet und geht als solche in die Epidermis des Knöllchens über. Die darunter liegenden, sehr dünnwandigen Zellen des Thallus zersetzen sich und machen die Ruheknospe dadurch frei.

Fegatella supradecomposita bildet ihre Winterknospen noch regelmäßig jeden Herbst aus. Dagegen nutzt ihre bei uns heimische Verwandte, Fegatella conica, diese Fähigkeit nicht aus. Ich verstehe dabei unter Winterknospen nicht die bloße Aufrollung des Thallusrandes über dem Scheitel, die fast regelmäßig an allen Vegetationspunkten zum Herbst eintritt und die Bolleter (1905) so nennt, sondern die nicht ganz stecknadelkopfgroßen kugligen Knöllchen, die mitunter zahlreich an der Mittelrippe zwischen den Rhizoiden entstehen, und die von Karsten zum ersten Mal beschrieben wurden. Er stellt sie den Brutknospen der Lunularia gleich, doch scheinen sie nicht so häufig und regelmäßig, wie er annimmt, aufzutreten.

Bolleter sieht in der Knöllchenbildung ebenso wie in den reichlich entwickelten Schleimgängen noch eine erhalten gebliebene xerophile Anpassung, die früher vielleicht einmal an trockenen Standorten Bedeutung für die Pflanze hatte; jetzt haben die Knöllchen aber die Fähigkeit, eine Trockenperiode zu überdauern, nicht mehr. Karsten ließ sie 7 Tage lang lufttrocken liegen, konnte sie dann aber nicht mehr zum Austreiben bringen und bei meinen Versuchen büßten 90% durch nur 40 Stunden dauernde Lufttrockenheit ihre Keimfähigkeit ein.

Widerstandsfähiger sind die Knöllchen von Fegatella supradecomposita, die eine mehrtägige Trockenheit gut ertragen. Sie sind aber durch die dickere Cuticula besser für eine Ruhezeit eingerichtet. Da bei Fegatella conica im Freien nur äußerst selten Knöllchenbildung beobachtet werden kann, war von vornherein klar, daß sie auch experimentell schwerer hervorzurufen sein würden als das bei Fegatella supradecomposita und den untersuchten Wasserpflanzen der Fall war.

Eine Einwirkung niedriger Temperatur führte zu keiner Knöllchenbildung, doch überraschte mich die Tatsache, daß sie auch bei Entzug der Nährsalze unterblieb. Es wurden zahlreiche Versuche auf sterilem Sand, auf mit destilliertem Wasser getränktem Filtrierpapier, auf Kalktuff und Topfscherben angesetzt, ohne daß ich jemals ein Knöllchen hätte finden können, ganz gleichgültig ob von kräftigen Thallusstücken oder von eben ausgekeimten Knöllchen ausgegangen wurde. In letzterem Fall war der gespeicherte Reservestoff bald zur Bildung des kleinen schmalen Thallus aufgebraucht, der dann weiter wuchs auf Kosten des Gewebes, das von hinten her abstarb. So konnten die Pflänzchen 2—3 Monate vegetieren. Hunger, Trockenheit, Dunkelheit allein oder in Verbindung miteinander vermochten ebensowenig eine Knöllchenbildung hervorzurufen, wie Sauerstoffmangel, dem doch scheinbar nach Versuchen Karstens und Bolleters ein Hauptanteil an der Bildung zugeschrieben werden muß.

Karsten war von ca. 5 cm langen Thallusstücken ausgegangen, die auf einen Blumentopf gelegt und dann mit wassergesättigter Pappe fest zugedeckt wurden. In dieser Versuchsordnung konnte er in 3 Wochen Knöllchenbildung hervorrufen. Bolleter erzielte die besten Resultate, wenn er die ganzen Rasen in einer Botanisiertrommel mehrere Wochen aufhob und nur für genügende Feuchtigkeit sorgte. Im Frühjahr, wo der Versuch am raschesten gelang, brauchten die Pflanzen dazu 4 Wochen. Ich habe diese Versuche wiederholt, brauchte aber jedesmal 7—8 Wochen, ehe ich die ersten Knöllchen finden konnte. Am meisten konnte ich heranziehen, wenn Rasenstücke in Wasser schwimmend ins Dunkle gestellt wurden. Es traten hier am Thallus am schnellsten Zersetzungserscheinungen auf, die nach meinen Erfahrungen erst eine Knöllchenbildung hervorrufen. Auch im Licht ist sie hervorzurufen, aber nur, wenn eine Zersetzung des Thallus herbeigeführt wird, dadurch, daß die Kulturen gleich mit fauligem Wasser angesetzt werden und die Luftzirkulation möglichst vermieden wird. Wenn Fäulnis eintritt, bilden sich an den manchmal nur noch ein bis wenige Quadratmillimeter großen lebensfähigen Thallusstellen Knöllchen in großer Menge. Daß dabei die Mittelrippe stark bevorzugt ist, ist nur eine Folge der größeren Widerstandsfähigkeit dieses Gewebestranges, doch können, selbst wenn die Mittelrippe noch vorhanden ist, auch an den Thallusflügeln mitunter Knöllchen aufgefunden werden. Diese sind deutlich gestielt, doch wird hier nicht, wie bei der verwandten Form, ein Trennungsgewebe ausgebildet, sondern die parenchymatischen Schichten des Knöllchens gehen in den Stiel über, der mit dem absterbenden Thallus zum größten Teil zugrunde geht

und das Knöllchen frei macht, das nach nicht allzulanger Ruhe austreibt und rasch zum neuen Pflänzchen heranwächst. Besonders lang und makroskopisch gut sichtbar sind die Stiele an Knospen, die sich mitunter an einem vorher etiolierten Thallus bilden.

Ich kann mir das Auftreten dieser Knöllchen nur so erklären, daß, wenn gewisse Thallusteile infolge ungünstiger Vegetationsbedingungen lebensunfähig werden, alle Reservestoffe zu den lebensfähigen Zellkomplexen wandern und hier die Bildung von Adventivsprossen hervorrufen. Unter dem Einfluß eines Zersetzungsprodukts kommt es dann zu der Hemmung, die die Knöllchenbildung bedingt.

Daß hier nicht einem relativen Überschuß an Assimilaten gegenüber den Nährsalzen der Hauptausschlag zuzuschreiben ist, scheinen mir zwei Kulturen zu beweisen, an denen diese Zersetzungserscheinungen hervorgerufen waren. Zur ersten war Material verwendet, das infolge 3monatlicher Kultur in sauerstoffarmer Luft reichlich mit Reservestärke gefüllt war, während das Material der zweiten nur geringe Spuren aufwies. Es bildeten sich an den 20 Thallusstücken der ersten Kultur im ganzen nur acht Knöllchen aus, trotzdem doch dabei der Überschuß an Assimilaten leichter die Bildung hätte bewirken müssen als im zweiten Fall, wo die gleiche Anzahl von Thallusstücken 123 Knöllchen gebildet hatte.

Vielleicht ist das so zu erklären, daß bei reichlicher Stärkespeicherung die Zersetzung in geringerem Maße stattfindet und so die Hemmung nicht so deutlich zum Ausdruck kommt.

Weder die Kultur in Stickstoff (in dem Rezipienten, unter dem die Pflanzen bei gutem Licht gestanden hatten, war die Luft täglich durch Stickstoff ersetzt und nur jeden 3. Tag eine ganz geringe Menge CO_2 zugeleitet worden; ein Zuwachs war in den 3 Monaten nur an sehr wenigen Exemplaren festzustellen), noch der darauf folgende Nährsalzmangel hatte eine Knöllchenbildung hervorrufen können. Der Sauerstoffentzug wurde auch dadurch versucht, daß ein Gemisch von Pyrogallollösung und konzentrierter Kalilauge unter den Rezipienten gebracht wurde, oder unter dem gut auf den Teller passenden Rezipienten wurde eine Kerze angezündet und dann die Glocke noch mit Wachs und Kolophonium abgedichtet. Bei dieser Art des Sauerstoffentzuges wurde zwar das Wachstum unterbunden, eine Knöllchenbildung trat aber bei Fegatella conica nie ein, während bei Fegatella supradecomposita an jedem Vegetationspunkt ein Knöllchen gebildet wurde (nach 7 Wochen, Mitte Juli).

Dieses verschiedene Versuchsergebnis unter gleichen Lebensbedingungen deutet schon auf die verschiedene Reaktionsfähigkeit der beiden Fegatellaarten hin. Die Winterruhe der Fegatella supradecomposita, die sehr regelmäßig in jedem Frühjahr eintritt, konnte selbst unter sehr günstigen Licht- und Temperaturverhältnissen nur in wenigen Fällen bis zum Dezember hinausgeschoben werden. Sie ganz zu unterdrücken, ist mir bisher noch nicht gelungen. Leider liegen gar keine Angaben darüber vor, wie sie sich in Bezug auf die Ruheperiode in ihrer japanischen und chinesischen Heimat verhält. Läßt man die normal im September bis Oktober gebildeten Ruheorgane im Januar austreiben — bei Verwendung warmen Gießwassers gelingt es nach 4—6, nach einem 20stündigen Warmwasserbad von 30° schon nach 1 -2 Tagen —, so sind sie sehr leicht dazu zu bringen, schon nach wenigen Wochen neue Knöllchen zu bilden.

Am 22. Januar wurden so herangezogene Pflänzchen — der Thallus war nur 3—4 qmm groß — auf mit destilliertem Wasser getränktem Filtrierpapier in den Dunkelraum gebracht. Bis zum 6. Februar hatten alle mehrere Knöllchen ausgebildet. Das gleiche trat ein, wenn statt des destillierten Wassers Nährlösung verwandt wurde.

Kamen sie bei Nährsalzmangel in ein ungeheiztes, gut beleuchtetes Kulturhaus, so trat bis zum 20. Februar Neubildung der Knöllchen an allen Pflanzen ein, im gut geheizten Haus dagegen und unter sonst gleichen Bedingungen bildeten sich diese bis 25. Februar nur sehr vereinzelt; an den meisten Thallomen erst Anfang März.

Im Gegensatz dazu zeigten gut ernährte und beleuchtete Kontrollversuche keine nochmalige Ausbildung von Ruheknospen.

Zusammenfassend wäre also über diese Versuchsreihe zu sagen, daß im Dunkeln selbst bei höherer Temperatur und Nährsalzzufuhr erneut Ruhe eintrat, am Licht bei Nährsalzmangel desgleichen, daß aber bei Temperatursteigerung der Eintritt der Ruheperiode hinausgeschoben werden konnte. Wurden jedoch genügend Nährsalze gegeben, so konnte, selbst bei geringerer Temperatur aber gutem Licht ein Weiterwachstum erreicht werden.

Ein gleiches baldiges Überführen in den Ruhezustand war auch bei Wasserkulturen zu erreichen, wenn von Knöllchen ausgegangen wurde. Goebel berichtet in der Organographie II 1, daß Knospen, die in Leitungswasser zum Austreiben gebracht wurden, an ihren kümmerlichen Thallomen wieder Ruheorgane bildeten, mit denen dann das Wachstum abgeschlossen wurde. Bei gleichzeitiger Kultur auf mit

Nährlösung getränktem Fließpapier unterblieb jedoch in 86% der Fälle diese Neubildung.

Bei Kultur kräftiger Rasen von Fegatella supradecomposita und conica unter Wasser war eine Knöllchenbildung nicht herbeizuführen, die Pflanzen etiolierten vielmehr stark, um auf diese Weise die Wasseroberfläche zu erreichen, an der dann ein normaler Thallus ausgebildet wurde.

Bei den folgenden Versuchen ging ich von der Annahme aus, daß, wenn tatsächlich ein Überschuß an Assimilionsprodukten gegenüber den Aschenbestandteilen das Zustandekommen der Ruheorgane bedingt, diese um so schneller auftreten müßten, je rascher dieser Überschuß erzielt werden könnte. Daß ich bei Myriophyllumkulturen — jedoch erfolglos — versucht hatte, das durch reichlichere CO_2 Zufuhr zu erreichen, habe ich bereits erwähnt. Jetzt versuchte ich, den Pflanzen organische Nahrung bei mangelnder Nährsalzzufuhr zu bieten. Ähnliche Versuche mit Wasserpflanzen waren daran gescheitert, daß ich trotz täglichen Wechsels der Lösung diese nicht pilz- und bakterienfrei halten konnte, die Pflanzen mir also jedesmal nach wenigen Tagen eingingen.

Verwendet wurden für diese Versuche 0,2%ige Lösungen von Laevulose, Stärke, Traubenzucker und Leucin in destilliertem Wasser, während zur Kontrolle ¼%ige Knopsche Nährlösung diente. Die Pflanzen waren am 23. Februar bei Beginn des Versuchs ca. 8 qmm groß und standen in einem hellen ungeheizten Kulturhaus.

In Leucin waren die Pflanzen nicht weitergewachsen, sondern zersetzten sich sehr bald; doch war nach 22 Tagen an jedem Vegetationspunkte eine sehr große Knospe gebildet.

Laevulose und Stärke hatten nach 40 Tagen auch überall neue Ruheorgane hervorgerufen, ohne daß hier Zersetzungserscheinungen zu beobachten gewesen wären.

Besonders merkwürdige Erscheinungen traten bei der Kultur mit Traubenzucker an mehreren Exemplaren zutage. Hier etiolierte der Sproß zunächst, um dann an seiner Spitze doch noch eine Knospe auszubilden.

Bei der Vergleichskultur in Knopscher Nährlösung war bis zum Abbruch des Versuchs ein zwar langsames aber normales Weiterwachstum festzustellen.

Ähnliche Versuche, im Sommer mit kräftigen ausgewachsenen Thallusstücken vorgenommen, blieben ergebnislos. Es entstanden jedesmal normale Adventivsprosse, die dann schneller oder langsamer weiterwuchsen aber nie ein Ruheknöllchen ausbildeten.

Von Anfang Oktober noch durchaus frischem, lebensfähigem Material von Fegatella supradecomposita wurden am 3. Okt. ca. 3 cm lange Thallusstücke (alle ohne Vegetationspunkt) zurechtgeschnitten. Das Fließpapier in der Kulturschale wurde zunächst nur mit destilliertem Wasser befeuchtet und die Thallusstücke — teils mit der morphologischen Oberseite, teils mit der morphologischen Unterseite nach oben — daraufgelegt.

An den hell kultivierten Teilstücken hatten sich der apikalen Schnittfläche zu acht normale Adventivsprosse ausgebildet mit zunächst schmalem Thallus, der sich aber dann bald verbreiterte. Fünf Adventivsprosse — sie waren mit einer Ausnahme alle an den Stücken entstanden, die mit der morphologischen Unterseite dem Licht zugekehrt waren — zeigten eine merkwürdige Ausbildung. Auf einem zunächst radiären Stiel saß ein schildförmiger Thallus (Fig. *I—III*), der nach der Mitte zu etwas eingesenkt war.

An diesen zunächst fast radiären Sprossen entwickelten sich bald zwei Vegetationspunkte, die dann das Wachstum nach einer Richtung hin fortsetzten. Außerdem hatten sich, besonders der basalen Schnittfläche zugekehrt, Knöllchen entwickelt, die hier nicht, wie normal, randständig gebildet wurden, sondern wie bei Fegatella conica an der Mittelrippe des alten Thallus. Die Zersetzungserscheinungen an den kultivierten Stücken hatten am basalen Teil begonnen und wohl infolgedessen die sofortige Ausbildung der Ruheorgane gegenüber den Adventivsprossen am apikalen Pol bedingt.

Lange hielt jedoch das Wachstum der normalen Adventivsprosse nicht mehr an, trotzdem schon im Oktober Knopsche Nährlösung statt des destillierten Wassers zum Befeuchten des Fließpapiers verwendet wurde. Mitte November waren sie alle, auch die normalen Adventivsprosse, zur Knöllchenbildung übergegangen, trieben aber, in ein gut geheiztes Haus gebracht, sofort wieder aus (24. Nov.). An den im ungeheizten Haus gelassenen erfolgte das Austreiben in den ersten Dezembertagen, da infolge sonnigen Wetters die Temperatur in den Mittagsstunden mehrere Tage hintereinander auf $24^1/_2{}^0$ stieg und nachts nicht unter $+10^0$ sank.

Die Thalli der Parallelversuche, die gleichzeitig im Dunkelraum angesetzt wurden, gingen meist auch dem apikalen Pol zu sofort zur Knospenbildung über. Nur in einem Fall hatten sich die oben beschriebenen schirmförmigen Adventivsprosse entwickelt, ohne aber so kräftig zu werden (Fig. *IV*). Auf kurzem, gedrungenem Stiel saß nur eine kleine Scheibe, die entweder selbst zur Ruheknospe wurde oder

eine solche ausbildete. Eine Übergangsbildung zwischen hutförmigem Adventivsproß und Knöllchen zeigt auch Fig. *II* rechts, die nach einer im Hellen gezogenen Pflanze gefertigt wurde. Wir sehen in diesen schildförmigen Sprossen den Keimscheiben von Lebermoosen ähnliche Gebilde vor uns.

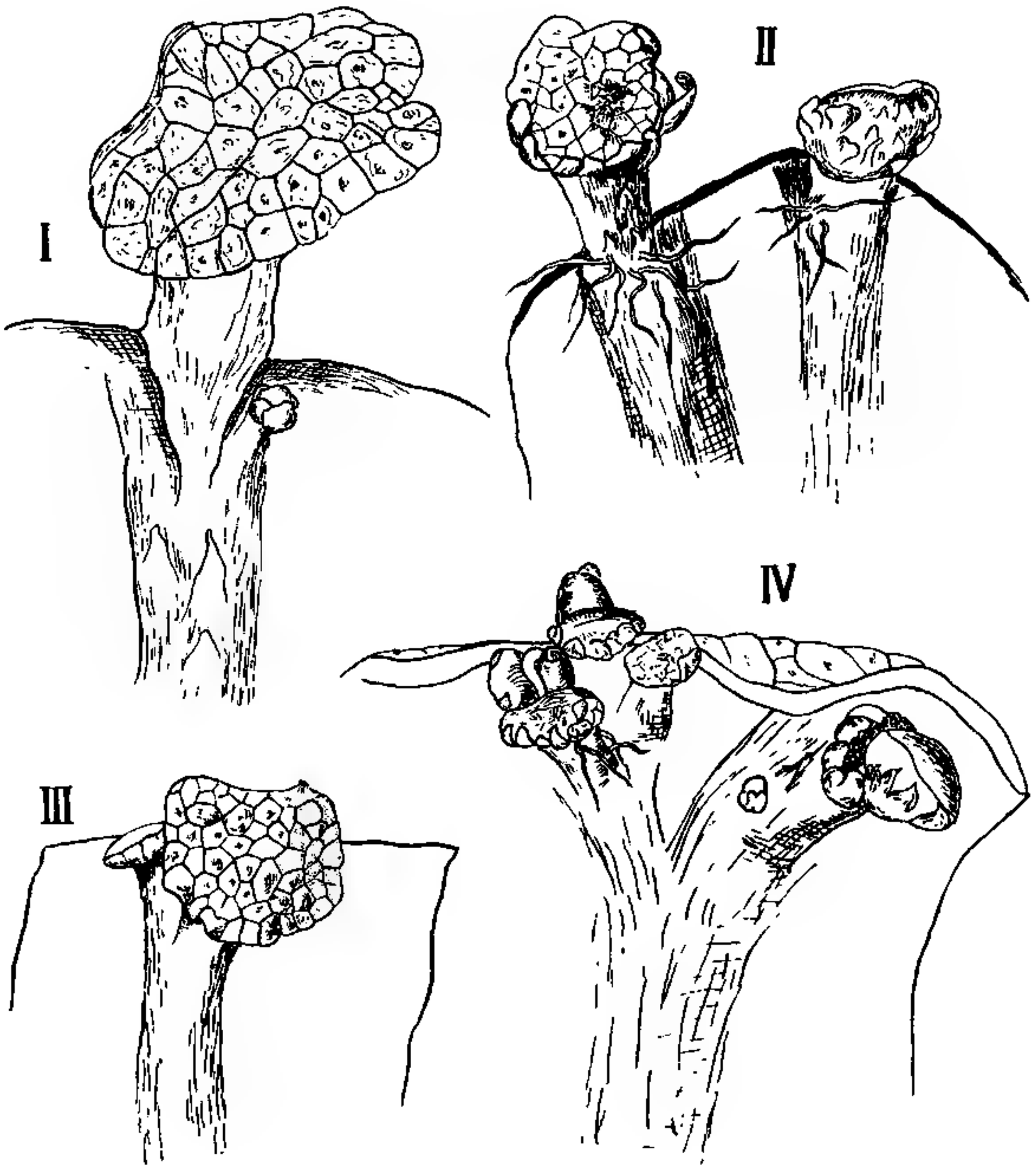


Fig. 1.

Die im Dunkeln entstandenen Knospen blieben hier teils stehen und hatten bis Ende Januar noch nicht ausgetrieben, während die bald nach ihrer Bildung ins Helle gestellten nach Weihnachten sämtlich getrieben, aber sogleich wieder neue Ruheknospen entwickelt hatten.

Unter gleichen Bedingungen mit Fegatella conica unternommene Versuche riefen hier im Hellen normale Adventivsproßbildung meist am apikalen Pol hervor, im Dunkeln kümmerliche etiolierte Sprosse, die nach ungefähr 6 Wochen, als der alte Thallus sich schon fast ganz zersetzt hatte, mehrfache Knöllchenbildung zeigten.

Auf einem weit früheren Entwicklungsstadium als Fegatella supradecomposita bleibt Pellia calycina in der Ausbildung ihrer Wintertriebe stehen. Diese von vielen Bryologen als Varietät furcata bezeichnete Form tritt fast regelmäßig zum Herbst bei Verminderung der Beleuchtung auf. Der Thallus gabelt sich rasch hintereinander und bildet hirschgeweihartig verzweigte Ästchen, die sich vertikal aufrichten. Sie sind dicht mit Reservestoffen angefüllt und dienen entweder als Bruchäste oder bleiben, was meist der Fall ist, mit dem Mutterthallus in Verbindung. Bei Eintritt der günstigeren Jahreszeit wachsen sie dann weiter, indem sie sich zunächst von unten aus durch Vergrößerung ihrer Zellen verbreitern.

Die rasche Verzweigung bei Eintritt des Winters weist darauf hin, daß wir hier in der Anlage die gleichen Gebilde vor uns haben wie bei Fegatella supradecomposita, ohne daß es hier noch zur Ausbildung typischer Knospen kommt.

Diese Winterästchen lassen sich jederzeit experimentell durch Verminderung der Lichtzufuhr hervorrufen. Besonders schnell ging das, wenn vorher gut beleuchtete und ernährte Kulturen an eine schattige Stelle des feuchtwarmen Viktoria regia-Hauses gestellt wurden.

Völliger Lichtentzug ruft ihre Bildung nur äußerst selten hervor, da meist alles Wachstum aufhört. Eine große Anzahl solcher Ästchen fand ich auch an fruchtenden Exemplaren im Sommer, während an anderer, ebenfalls etwas schattiger Stelle keine Anlage zu sehen war. Diese fruchtenden Pflanzen wurden an eine hellere Stelle gebracht und gingen hier bald zu normalem Wachstum über, das den ganzen Herbst und Winter anhielt, ebenso wie bei Pflanzen, die im Sommer keine Ästchen gebildet hatten, aber am gleichen hellen Ort standen.

Kulturen auf sterilem Sand und auf Kalktuff riefen ebenfalls nach längerer Zeit die Bildung von Wintertrieben hervor, jedoch in geringerer Zahl als bei abgeschwächtem Licht.

Also auch hier ist, wie in den meisten anderen Fällen, dem Licht- und Nährsalzmangel ein wichtiger Anteil an der Ausbildung der Ruheorgane zuzuschreiben.

Daß Gifte (Kupfersulfat, Essigsäure, Weinsäure, Cyankali, Salpetersäure) in Konzentrationen, die das Wachstum zwar schädigen aber

noch nicht verhindern oder den Organismus gar töten, in keinem Fall — weder bei den höheren Pflanzen noch bei den Moosen — ein Auftreten der Ruheorgane bedingen konnten, sei hier nur der Vollständigkeit halber hinzugefügt.

II. Teil.

Liegen schon eine ganze Reihe von Versuchen vor (Klebs 1903), die darauf abzielen, den Eintritt des Ruhezustandes künstlich hinauszuschieben oder sogar ein dauerndes Weiterwachstum des Organismus herbeizuführen, so sind diejenigen noch weit zahlreicher, die sich bemühen, die einmal eingetretene Ruhe sofort aufzuheben oder wenigstens abzukürzen.

Da die Frühtreibverfahren für gärtnerische Zwecke von großem Wert waren, wurden auch von gärtnerischer Seite die ersten Versuche ausgeführt.

Der erste, der diese Treibversuche auf wissenschaftlicher Grundlage anstellte, war Johannsen. Seine Versuche wurden sämtlich mit Syringa vulgaris angestellt, von der bekannt war, daß sie sich schon frühzeitig zum Austreiben bringen ließ. Und zwar konnte die Ruhe hier durch mehrstündigen Aufenthalt der Pflanze im Ätherraum bedeutend abgekürzt werden.

Als Nachwirkung der Narkose hatte er stark gesteigerte Respiration feststellen können und schließt daraus, daß sämtliche Lebensprozesse gesteigert werden und so ein verfrühtes Austreiben bedingen.

In seiner Untersuchung über die Winterruheperiode der Pflanzen fand Howard, daß besonders Frieren mit starker nachfolgender Ätherisierung einen großen Einfluß auf die Ruheperiode der Pflanzen ausübt. Jedoch ließ sich dieselbe Wirkung wie mit Ätherbehandlung auch durch mehrtägiges Trocknen herbeiführen. All die zahlreichen Versuche, die ich nach dieser Richtung anstellte, endeten aber schon bei ganz kurzer Einwirkung mit einer bedeutenden Schädigung der betreffenden Organe.

Einen von den Versuchen, wo es noch zu einem, wenn auch verzögerten Austreiben kam — es wurde 1 ccm Äther auf 12 l Luftraum gerechnet —, geben folgende Zahlen wieder. Material war von Fegatella supradecomposita genommen, der Versuch am 27. Dezember

morgens angesetzt. Das Austreiben erfolgte ziemlich regelmäßig und wurde auf den Mittelwert von sämtlichen Knöllchen einer Kultur berechnet.

Einwirkung der Ätherbehandlung	Tag des Austreibens	Treibdauer
48 Std.	4. I. 19 abends	$8^1/_2$ Tag
38 „	3. I. 19 abends	$7^1/_2$ „
24 „	2. I. 19 morgens	6 „
12 „	31. XII. 18 abends	$4^1/_2$ „
Kontrolle	29. XII. 18 mittags	$2^1/_4$ „

Eine Ätherisierung der Turionen von Wasserpflanzen ergab jedesmal eine schwere Schädigung, ebenso wie eine Frostbehandlung.

Auf ein für meine Versuchsobjekte weit geeigneteres Verfahren machte mich eine Arbeit von Fr. Weber (1911) aufmerksam. Er versuchte Knospen von Syringa vulgaris, die er an der Basis mit der Spritze anstach, zu injizieren und zwar verwandte er 15 ccm Wasser für eine Knospe.

Ich versuchte gleichfalls eine Injektion der Pflanzen auf diese Art zu erreichen, muß aber bemerken, daß wohl keine Aufnahme der Flüssigkeit in die Gewebe stattgefunden haben kann. Wie Weber 15 ccm Flüssigkeit durch das Gewebe einer einzigen Syringaknospe hindurchgepreßt haben will, ist mir unklar. Entweder drang die Flüssigkeit bei meinen Versuchen neben der Anstichstelle heraus, dann konnte aber nur die Verletzung das Austreiben veranlaßt haben, oder es wurden die äußersten Blätter gewaltsam auseinander gepreßt, dann kam eben der mechanischen Öffnung der Knospe in Verbindung mit der Verletzung die erhöhte Treibbeschleunigung gegenüber der bloßen Verletzung zu.

Zunächst versuchte ich es erst einmal mit einer Injektion der betreffenden Flüssigkeit unter einer Wasserstrahlpumpe, um die gleichzeitige Wirkung der Verletzung auszuschließen. Als Injektionsflüssigkeit wurden verwandt abgekochtes Regenwasser, destilliertes Wasser und 5%ige Diastaselösung. Da nach Klebs der Austritt aus der Ruheperiode durch eine Aktivierung der Fermente hervorgerufen wird, hoffte ich durch Zusatz eines stärkeabbauenden Ferments das Wachstum in den Knospen anzuregen. Von all den zahlreichen Versuchen, die mit Ruheknospen von Fegatella supradecomposita, Utricularia (Material aus Kirchseeon), Hydrocharis und Myriophyllum angesetzt wurden, ergab kein einziger eine, wenn auch noch so geringe Treibbeschleunigung.

Versuchs- und Kontrollknospen keimten immer gleichzeitig. Um auch Unterschiede auszuschließen, die durch den verschiedenen Grad der Ruhe (Johannsen unterscheidet Vor-, Mittel- und Nachruhe, in denen die Treibmittel verschieden wirken) bedingt sein konnten, wurden die Versuche während der ganzen Ruhezeit in Abständen von ungefähr 3 Wochen angesetzt, doch ergaben alle die gleiche Unwirksamkeit des Verfahrens.

Infolgedessen sollte also eine Injektion mit Hilfe der Spritze versucht werden. Fegatella supradecomposita als Versuchsmaterial war nicht zu gebrauchen, infolge der geringen Größe der Knöllchen. Der Einstich mit der Kanüle wurde direkt in die Knospenachse vorgenommen, und zwar bildeten die Turionen von Hydrocharis das beste Versuchsobjekt, da die Achse verhältnismäßig dick ist. Außerdem konnten die behandelten Knospen ans Licht gestellt werden, ohne daß dadurch das Versuchsergebnis merklich geändert wurde, denn Temperaturerhöhung und genügende Lichtzufuhr vermochten hier keine Treibbeschleunigung auszulösen.

Es handelte sich bei dieser Behandlung weniger um ein Einpressen der Flüssigkeit in das Gewebe als um eine bloße Stichverletzung, die in einzelnen Fällen durch das gewaltsame Auseinanderpressen der den Knospenschutz bildenden häutigen Nebenblätter noch verstärkt wurde. Gegenüber den unbehandelten Winterknospen und den gleichzeitig unter der Wasserstrahlpumpe injizierten ergab sich hier ein baldiges Austreiben, und zwar wurde es dann noch um 3—5 Tage beschleunigt, wenn die mechanische Öffnung durch das Durchpressen der Flüssigkeit gelang. Die günstige Wirkung, die ein solches Lockern der Knospenblätter zur Folge hat, zeigte sich auch, als mit einer feinen Nadel sorgfältig die äußersten Nebenblätter nach außen gebogen wurden. Eine Verletzung durch dieses Verfahren konnte bei den Winterknospen, die tatsächlich eine Treibbeschleunigung von 8 Tagen gegenüber den unbehandelten gezeigt hatten, nicht festgestellt werden. Sie wäre auch unwirksam gewesen, da ein mehrmaliges Durchstechen der Knospe mit der gleichen feinen Nadel keine Treibbeschleunigung hervorrief. Die Verletzung muß also, wie weitere Versuche zeigen sollen, einen bestimmten Grad erreichen, um Treibwirkung hervorzurufen.

Bei einer Längsteilung der Hydrocharisknospen, die nach Klebs auch Katic erfolgreich angewandt hatte, um im Winter stets Hydrocharispflanzen zur Verfügung zu haben, ließen sich die besten Treiberfolge erzielen, und zwar hatten jeweils nach längstens 10 Tagen sämtliche Teilstücke ausgetrieben. — Dabei war es gleich, in welchem

Zeitpunkt der Ruheperiode der Versuch gemacht wurde. — Das Austreiben erfolgt bei den längsgespaltenen Turionen so, daß sich zunächst nicht die häutigen Nebenblätter zurückschlagen, sondern die inneren Blätter schieben sich nach der Schnittfläche zu aus der noch fest schließenden Hülle heraus, die sich erst mehrere Tage später, wie im Normalfall, zurückschlägt. Daß die mechanische Hemmung, die beim Austreiben der Knospen zu überwinden ist, nicht unterschätzt werden darf, zeigten auch Versuche, in denen die Schnittfläche sorgfältig mit einem Gemisch von Wachs und Kolophonium verstrichen wurde. Das Austreiben wurde dadurch um 16 Tage verzögert, ohne daß die Pflanze einen anderweitigen Schaden davongetragen hätte.

Bei all diesen Versuchen hatte eine Berührung der Wundfläche mit dem Sauerstoff der Luft keinen sichtbaren Einfluß ausgeübt.

Wie ausschlaggebend die Größe der Verletzung für die Treibbeschleunigung ist, zeigten Versuche, die mit Ruheknospen von Fegatella supradecomposita vorgenommen wurden. Daß eine Injektion im Weberschen Sinn oder eine Verletzung durch die Injektionsspritze hier wegen der geringen Größe der Objekte nicht möglich war, wurde oben schon erwähnt, So wurden die Stiche mit verschieden starken Nadeln möglichst immer gleich tief ausgeführt. Dabei zeigte sich deutlich, daß das Austreiben um so früher erfolgte, je größer die Verletzung war, doch wenn diese so groß wurde, daß sie ungefähr einer Halbierung der Knospen entsprach, so litten diese schließlich.

Zu den Treibversuchen hatte ich meist die Utriculariaturionen verwendet, die aus dem Moor von Kirchseeon stammten, da diese eine feste Ruheperiode zeigten, die durch Licht- und Wärmezufuhr allein nicht vor Januar aufgehoben werden konnte. Im Dunkelraum trieben die ersten im März aus, die anderen im April, während das Heidelberger Material, ans Licht gestellt, schon im Oktober—November trieb, wenn die meisten Turionen auch in der Dunkelheit bis Ende Februar, vereinzelt sogar bis in den April in ihrer Ruhe erhalten werden konnten.

Dieser Einfluß des Lichtes, ich deutete das im I. Teil schon an, konnte durch bloße Temperaturerhöhung bei weitem nicht ersetzt werden. Am 12. Nov. wurden solche Turionen in destilliertem Wasser in ein gut geheiztes Haus gestellt. Die am Licht stehenden hatten am 20. Nov. sämtlich ausgetrieben. Von den unter einem Dunkelsturz gehaltenen, spreizte sich die erste Knospe am 22. Nov. Im Februar erst begannen die übrigen Knospen auszutreiben und zeigten damit noch eine Treibbeschleunigung von 2—3 Wochen gegenüber den in einer 10° niederigeren Temperatur gehaltenen. Wir können demnach auch der Tem-

peraturerhöhung eine wenn auch geringere Treibbeschleunigung zuschreiben.

Bei Myriophyllumturionen vermochte die bloße Lichtzufuhr kein Austreiben zu bewirken, auch nicht, wenn sie mit einer Temperaturerhöhung verbunden war.

Es kam zwar in vereinzelten Fällen zu einem Spreizen der untersten Blattwirtel, dem aber keine Weiterentwicklung folgte. Auch zeigten die Kontrollpflanzen ein so ungleiches Verhalten, daß alle hiermit angestellten Versuche kein einheitliches Bild ergaben und deshalb für die Beurteilung der Ruhe nicht in Betracht kommen können.

Daß Wärme- und Lichtzufuhr vor Januar kein Austreiben der Hydrocharisturionen bewirkten, erwähnte ich schon in anderem Zusammenhang. Von da ab war aber ein normales Treiben möglich, das jedoch durch Lichtmangel verhindert werden konnte. Noch am 9. Juni 20 hielt ich eine größere Menge von Hydrocharisturionen im Dunkeln in ihrer Ruhe, die, ans Licht gebracht, nach 2—3 Tagen austrieben.

Daß die Knöllchen von Fegatella conica, ans Licht gestellt, sofort austrieben, bemerkt schon Karsten (1887), doch konnten auch sie durch Lichtentzug zu einer Ruhe gezwungen werden, durch die aber, wenn sie 7 Monate überschritt, die Ruheknospen so stark geschädigt wurden, daß sehr bald Zersetzung erfolgte. Ein normales Austreiben an allen Knöllchen konnte nach der halben Zeit noch durch Lichtzufuhr erreicht werden, doch leidet von da ab schon die Keimfähigkeit einzelner.

Einen ebenso wichtigen Einfluß übte das Licht auch auf die Knöllchen von Fegatella supradecomposita aus. Auch hier war selten bei völligem Lichtentzug eine Keimung zu erzielen. Bei Verletzung im Dunkelraum trieben sie zum Teil sehr kümmerlich, blieben aber stets auf den ersten Stadien stehen. Wärmezufuhr vermochte den Lichtmangel nicht auszugleichen. Dagegen konnte selbst bei einer Temperatur von 15° Wärme, die durch schmelzenden Schnee täglich mehrere Stunden herabgemindert wurde, bei Dauerbeleuchtung sehr schnell Keimung hervorgerufen werden. Bei dieser Versuchsanordnung zeigte sich die Temperatur nur von sehr geringem Einfluß auf die Treibgeschwindigkeit.

Es geht also daraus hervor, daß das Licht einen wichtigen Faktor für das Treiben der Überwinterungsorgane bedeutet, ebenso wie es starken Einfluß auf ihre Ausbildung ausübte, und daß es zum Teil nicht in vollem Umfang (Hydrocharis), zum Teil überhaupt nicht (Fegatella conica) ersetzt werden kann.

Nun machte sich aber auf eine andere Weise die Wirkung höherer Temperatur auf das Austreiben bemerkbar. Mir war es aufgefallen, daß in dem einen Gewächshause trotz verhältnismäßig geringer Temperatur schon Ende Januar austreibende Knospen von Fegatella supradecomposita zu finden waren (auch Goebel's Beobachtungen über die Zeit des Austreibens wurden wohl im gleichen Hause gemacht), während im anderen ungefähr gleich temperierten Hause erst 2—3 Wochen später gleiche Stadien zu finden waren. Es stellte sich heraus, daß das von dem Gärtner verwendete Gießwasser verhältnismäßig warm war, während ich meine Kulturen mit kaltem Wasser gegossen hatte.

Ich hatte hier etwas Ähnliches vor mir wie in den schon früher angewendeten Warmwasserbädern. Molisch empfiehlt, ruhende Pflanzenteile in warmem Wasser mehrere Stunden zu baden. Nach seinen Versuchen ergab sich dadurch bei Syringa vulgaris eine Treibbeschleunigung von 14 Tagen gegenüber unbehandelten Pflanzen. Auch Späth erzielte mit 6stündigem Bad von 25—30° C gute Erfolge, als er sich bemühte, auf diese Weise ruhende Knospen zur Johannistriebbildung zu veranlassen.

Ich gebe im folgenden ein Protokoll einer Kultur von Fegatella supradecomposita vom 10. Januar. Die Knospen waren vorher immer mit kaltem Wasser gegossen und kamen jetzt nach dem Bad in ein etwas wärmeres Haus. Das Wasserbad von 30° C hatte 5 Stunden lang eingewirkt.

1. Bei konstanter Beleuchtung und einer Temperatur von 16° trieben die ersten Knospen am 14. Januar, die letzten am 17. Januar aus.	Keimdauer also	4—7	Tage
2. Bei 16° C in schwachem Licht vom 20.—24. Jan.	„ „	10—14	„
3. Bei 25—28° C in „ „ „ 16.—17. Jan.	„ „	6—7	„
4. Im Dunkeln nicht bis zum Abbruch der Versuche am 28. Februar.			
5. Die Kontrollpflanzen, die bei schwachem Licht wie 2 u. 3 im ungeheizten, doch unter Mittag verhältnismäßig warmem Haus standen, trieben vom 29. Januar bis 6. Februar.	Keimdauer	19—27	„

Im allgemeinen ergab sich nur eine beschleunigende Wirkung von 3—7 Tagen, desgleichen in den Versuchen mit Myriophyllum und Utricularia (Kirchseeon), während das Warmwasserbad für Hydrocharis kein vorzeitiges Austreiben herbeiführt.

Ich möchte hier noch einmal auf den Einfluß des Dauerlichtes (elektr. Lampe von nur 100 Kerzen Lichtstärke in einer Entfernung von 35 cm) gegenüber dem Wechsel zwischen diffusem Licht am Tag und Dunkelheit in der Nacht aufmerksam machen, das eine weitere Beschleunigung von 6—7 Tagen bewirkt hatte, während andererseits

das Warmwasserbad nicht die das Austreiben bewirkenden Stoffwechselvorgänge in den ruhenden Organen hervorzurufen vermochte, die durch absoluten Lichtmangel eben verhindert wurden.

Die mit dem Warmwasserbad angestellten Versuche waren übrigens die einzigen, die deutlich zeigten, daß eine Abnahme in der Festigkeit der Ruhe vorhanden ist, denn die früher angestellten Versuche hatten im November gar keine Treibbeschleunigung, Anfang Dezember eine solche von 3—4 Tagen, gegen Ende Dezember von 5—7 Tagen hervorgerufen und, wie das Protokoll zeigt, im Januar von über 10 Tagen. Nach dem Ergebnis dieser Versuche können wir also von einer abklingenden Ruhe reden; während die Treibmittel bei den anderen Objekten jederzeit schon nach sehr wenigen Tagen gewirkt hatten, also kein Unterschied in der Reaktionszeit sich geltend machte.

Klebs machte in seinen Arbeiten wiederholt darauf aufmerksam, wie bedeutsam ein relativer Nährsalzmangel für den Eintritt der Ruhe werden kann und wie unter reichlicher Nährsalzzufuhr diese ganz ausgeschaltet oder wenigstens hinausgeschoben werden kann, und wie andererseits auch durch erneute Nährsalzzufuhr der Ruhezustand wieder aufgehoben werden konnte. Unabhängig davon wies Lakon nach, daß Zweige ruhender Holzgewächse durch bloßes Einstellen in Knopsche Nährlösung bald austreiben. Diesen wichtigen Einfluß konnte ich an den Knöllchen von Fegatella supradecomposita auch feststellen. Der Versuch wurde am 17. Jan. 19 angestellt. Normal trieben die Ruheknospen aus dieser Kulturschale erst Mitte bis Ende Februar aus; als Nährsalzlösung wurde solche nach Marschal verwandt oder Traubenzucker in Verdünnung von 1:100 und 5:100.

			Treibt am	Differenz der Treibgeschwindigkeit	
a	Nährlösung	hell	24. Jan.	14 Tage	
b	Regenwasser		7. Febr.		
c	Nährlösung	dunkel	29. Jan.	30 Tage	7 Tage
d	Regenwasser		28. Febr.		
e	Regenwasser	sehr hell und warm	31. Jan.		
f	1 % Traubenzucker	hell	4. Febr.	7 Tage	
g	5 % Traubenzucker		28. Jan.		

Der Einfluß, der der Nährlösung zuzuschreiben ist, geht sogar so weit, daß er ein Austreiben im Dunkelraum zu bewirken vermag, doch sollte Fegatella supradecomposita das einzige Objekt bleiben, an dem ich wiederholt diesen Einfluß — auch Traubenzucker hatte gleich gewirkt — feststellen konnte. Zu den Versuchen mit Turionen von der Wasserform von Myriophyllum und Utricularia wurden sogar 2 %ige Nährlösungen nach Knop und Sachs versucht, ohne daß sich hier ein Ausschlag ergeben hätte.

Mit einer anderen Art von Treibversuchen machte mich noch eine Arbeit von Weber (1918) bekannt. Er erzielte durch Behandlung mit Zyankali, wenn es in der Nachruhe angewendet wurde, bei Syringa vulgaris eine günstige Treibwirkung.

Wurde bei Turionen der Landform von Myriophyllum ein solches Bad von 0,1 %iger Lösung angewendet, so trieben die behandelten Winterknospen um 5 Tage früher aus als die Kontrollexemplare. Eine Lösung von 0,05 % rief eine Beschleunigung von 3 Tagen hervor. (Angewendet waren die Bäder am 10. Dezember.)

Diese Treibwirkung hatte Weber der die Permeabilität der Plasmahaut erhöhenden Wirkung des Zyankali zugeschrieben. Da nun auch Aluminiumsalze nach Untersuchungen von Fluri den gleichen Einfluß haben, so sollte auch ihr Einfluß trotz weit vorgeschrittener Ruhe noch nach Möglichkeit untersucht werden. Es wurden die Versuche mit Knöllchen von Fegatella supradecomposita vorgenommen und zwar wurde ein Bad von Aluminiumsulfat (1 %, 0,1 %, 0,01 %) 24 Stunden lang angewendet.

Merkwürdig war, daß bei Anwendung der 0,1 %igen Lösung schnellere Keimung erzielt wurde als bei einer 0,01 %igen Lösung, wo doch die Kontrollpflanze noch vor den mit stärkerer Lösung behandelten austrieben.

Ich setzte also am 26. Februar mit Knöllchen, die im Dunkelraum 6 Wochen Zeit zu ihrer völligen Reife gehabt hatten, neue Kulturen an. Das Bad von 1-, 0,5- und 0,25 %iger Aluminiumsulfatlösung hatte 22 Stunden eingewirkt. Schon nach 3 Tagen hatten behandelte wie Kontrollpflanzen, die hell und warm gestanden hatten, ausgetrieben, so daß kein Unterschied zu sehen war. Dieser machte sich erst 2 Wochen später in überraschender Weise geltend. Die gebadeten Pflanzen wuchsen sichtbar schneller und kräftiger, und bei Abbruch des Versuchs am 22. März hatten sie mit 1 %iger Lösung behandelten Pflanzen einen 4—5 mal so großen Thallus entwickelt. Das Wachstum war bei dieser Versuchsreihe annähernd proportional der Stärke des Bades. Ein am

8. März angesetzter Versuch, bei dem wieder Bäder von 1- und 0,5%iger Aluminiumsulfatlösung verwendet wurden, die diesmal 48 Stunden wirkten, ergab wieder keine Treibbeschleunigung, wohl aber wieder in der Woche nach dem Austreiben die gleiche Wachstumsförderung. Das ist umso merkwürdiger, da bei den Zyankalibädern, die in der gleichen Richtung wirken sollen, wohl ein baldiges Austreiben eintrat, dem aber dann ein Zurückbleiben in der Entwicklung folgte. Eine qualitative Aschenanalyse von Fegatella supradecomposita ergab einen so bedeutenden Gehalt an Aluminium, daß angenommen werden muß, dieses wird ebenso wie von Lycopodium auch von Fegatella als Baustoff verwendet. Vielleicht könnten dann durch Zusatz eines Aluminiumsalzes zur Nährlösung die Thalli den ganzen Winter über im Wachstum erhalten werden.

Aus Mangel an geeignetem Material konnte nun aber nicht weiter nachgeprüft werden, ob etwa stärkere Konzentrationen günstiger wirken, welches das Optimum ist und wo die Schädigung anfängt und ob etwa in Verbindung mit Nährsalzbehandlung eine noch weitergehende Wachstumssteigerung zu erzielen ist. Die Kulturen, die bisher angeführt wurden, standen sämtlich im Licht. Wurden Parallelversuchsreihen im Dunkelraum angestellt, so ließ sich auch hier wieder keine Keimung herbeiführen, sondern die Knöllchen litten nach kürzerer oder längerer Zeit empfindlich. Am 6. Dez. 19 in 0,01-, 0,1- u. 1%iger Aluminiumsulfatlösung gebadete Utrikulariaturionen konnten dort ebensowenig zum Treiben veranlaßt werden, wie die Fegatellaknöllchen, doch hatten sie bis zum 12. Mai 20 ihre Keimfähigkeit noch nicht verloren, sondern trieben, als ich sie da in einen hellen Raum brachte, nach 3 Tagen aus.

Zusammenfassend ließe sich das Resultat der Arbeit dahin formulieren:

1. Es ließ sich bei den angeführten Wasserpflanzen (Hydrocharis m. r., Myriophyllum verticillatum, Utricularia vulgaris) und den Lebermoosen (Fegatella conica, Fegatella supradecomposita und Pellia calycina) einschließlich Pinguicula vulgaris auch im Sommer die Bildung der Ruheorgane herbeiführen. (Die Ausläuferknospen von Hydrocharis zur Ruhe zwingen.)

2. Die Faktoren, die dabei einen wesentlichen Einfluß ausübten, waren Nährsalzmangel, Wassermangel, niedere Temperatur oder schroffer Temperaturwechsel und Lichtmangel, in aufsteigender Reihe.

3. Andererseits ließ sich auch die Bildung der Ruheorgane künstlich hinausschieben (Myriophyllum; Utricularia und Myriophyllum nach

Angaben von Klebs und Glück) oder verhindern (Pellia) durch Aufrechterhaltung derselben Kulturbedingungen, die im Sommer vorhanden waren.

4. Auch an der Aufhebung der Ruhe hat das Licht einen wichtigen Anteil. So kann Lichtmangel das Austreiben verhindern (Fegatella conica, Hydrocharis), Dauerbeleuchtung es aber fördern.

5. Durch erhöhte Temperatur oder noch besser durch ein mehrstündiges Warmwasserbad ließ sich das Austreiben um einige Tage früher herbeiführen, doch vermochten diese Faktoren das mangelnde Licht nicht zu ersetzen.

6. Mit der Ätherbehandlung konnte keine Treibbeschleunigung erzielt werden, es trat in allen Fällen eine Verzögerung, wenn nicht gar eine schwere Schädigung ein.

7. Die frühtreibende Wirkung eines Zyankalibades konnte an Winterknospen der Landform von Myriophyllum verticillatum festgestellt werden, doch ergaben Bäder von Aluminiumsulfat, das in der gleichen Weise wirken soll, nie eine Treibbeschleunigung, wohl aber nach gleichzeitigem Austreiben mit den Kontrollpflanzen eine folgende Wachstumsförderung (Fegatella supradecomposita).

8. Als bestes Treibmittel erwies sich die Verletzungsmethode, und zwar war die Treibbeschleunigung annähernd proportional der Größe der Verletzung.

9. Erhöht wurde diese Wirkung noch durch eine mechanische Lockerung der den Knospenschutz bildenden Nebenblätter bei Hydrocharis.

10. Eine Injektion von Wasser oder Diastase hatte keinen treibenden Einfluß.

11. In einzelnen Fällen vermochte Nährlösung eine Treibwirkung auszuüben.

12. Genügende Nährsalzzufuhr in Verbindung mit guter Beleuchtung erhielt immer das einmal eingetretene Wachstum auch im Winter aufrecht, während bei Weiterkultur in dest. Wasser sehr bald erneute Ausbildung der Ruheorgane stattfand.

13. Wenn sich aber diese Ruhe durch ungünstige Kulturbedingungen auch im Sommer herbeiführen, durch Aufrechterhaltung der früheren vermeiden läßt, und auch die einmal eingetretene Ruhe willkürlich, gleichgültig wie lange sie schon besteht, unterbrochen und das Wachstum dann aufrecht erhalten werden kann, so kann sie unmöglich als autonom angesehen werden. Wir müssen vielmehr sagen, daß durch Vererbung die betreffenden Organismen die Möglichkeit haben, bei Ein-

tritt ungünstiger Vegetationsbedingungen in den Ruhezustand überzugehen. Wenn es gelänge, optimale Wachstumsbedingungen für jeden einzelnen Organismus zu schaffen, so würde wohl auch keine Ruhe eintreten.

14. Ich möchte die Ruheperiode rechnen von dem Zeitpunkt, wo die betreffenden Organe vollständig ausgebildet sind bis zu dem, wo sie unter optimalen Bedingungen von selbst wieder austreiben. Diese Zeit bezeichnet Johannsen als Mittelruhe, während die Ausbildung der Organe in die Vorruhe fällt, doch kann da ja noch Rückbildung und Weiterwachstum stattfinden, also von eigentlicher Ruhe nicht gesprochen werden. Die an die Mittelruhe anschließende Nachruhe Johannsens wird besser als erzwungene Ruhe bezeichnet. Sie kann durch günstigere Lebensbedingungen ohne weiteres aufgehoben werden, während in der eigentlichen Ruhe (Mittelruhe nach Johannsen) stärkere Reize angewendet werden müssen, um sie aufzuheben.

Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung meines sehr verehrten Lehrers, Herrn Geheimen Rat von Goebel, gemacht, dem ich für seine stete freundliche Unterstützung auch an dieser Stelle aufrichtig danken möchte.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Bolleter, Eugen, Fegatella conica. Beihefte zum botan. Zentralblatt 1905.

Glück, Hugo, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena 1906.

Goebel, K. v., Pflanzenbiologische Schilderungen II, 2. Marburg 1893.

Ders., Organographie der Pflanzen II, 1. Jena 1915.

Howard, Untersuchung über die Winterruheperiode der Pflanzen. Diss. Halle 1906.

Johannsen, W., Äther- und Chloroformnarkose und deren Nachwirkung. Bot. Zentralblatt 1896, Bd. LXVIII.

Ders., Das Ätherverfahren beim Frühtreiben. 2. Aufl. Jena 1906.

Karsten, G., Beiträge zur Kenntnis der Fegatella conica. Bot. Zeitung 1887.

Klebs, Georg, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Ders., Probleme der Entwicklung. Biolog. Zentralblatt 1904.

Ders., Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. der Heidelberger Akademie der Wissenschaften 1911.

Ders, Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biolog. Zentralblatt 1912.

Ders., Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsbericht der Heidelberger Akad. d. Wiss. 1913.

Ders., Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Ebenda 1915.
Ders., Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftliche Botanik 1915.
Ders., Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Zentralbl. 1917.
Lakon, G., Die Beeinflussung der Winterruhe unserer Holzgewächse durch die Nährsalze. Zeitschrift für Botanik 1912.
Ders., Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Zentralblatt 1915.
Lorenz, Hans, Kenntnis zur Keimung der Winterknospen von Hydrocharis morsus ranae, Utricularia vulgaris und Myriophyllum verticillatum. Diss. Kiel 1903.
Luetzelburg, Ph. v., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora 1909.
Molisch, Hans, Das Warmwasserbad. Jena 1909.
Schenck, Heinrich, Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
Simon, S. V., Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Pringsheims Jahrb. 1914, Bd. LIV.
Späth, H., Der Johannistrieb. Diss. Berlin 1912.
Wagner, R., Über die Anpassungsfähigkeit von Myriophyllum verticillatum. Zeitschrift für Entwicklungslehre. Stuttgart 1907.
Weber, Friedl., Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospen, beziehungsweise Injektion derselben mit Wasser. Sitzungsber, der mathem.-naturw. Klasse d. Akad. d. Wiss. Wien 1911.
Ders., Über das Treiben der Buche. Ber. der deutschen bot. Ges. 1916.
Ders., Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse II. Sitzungsber. d. mathem.-naturw. Klasse d. Akademie d. Wiss. Wien 1918.

Biologische Studien über die Utricularíablase.

Von **Edmund M. Merl.**

Mit 3 Abbildungen im Text.

Trotzdem der anatomische Bau der Urtricularíablasen sowohl bei den in Europa heimischen Arten wie bei einer sehr großen Anzahl tropischer Arten genauestens bekannt ist, trotzdem sich eine ganze Reihe von Autoren mit den Vorgängen beim Insektenfang dieser Organe befaßt hat, sind die Vorgänge doch bis heute noch nicht genügend aufgeklärt. „Le problème de l'Utriculaire" benannte daher mit Recht Brocher[1]) eine Arbeit, in der er über bis dahin nicht beobachtete Erscheinungen an dieser Pflanze berichtete. Diese kleine Schrift ist indes meines Wissens in botanischen Kreisen wenig bekannt geworden. Die von Brocher angeführten Tatsachen sind merkwürdig genug, um sich näher mit ihnen zu befassen. Ich habe jene Versuche unter Verwendung verschiedener Utricularia-Arten nachgeprüft und erweitert, sowie eine größere Anzahl Versuche gemacht, zum Zweck der Natur dieser Vorgänge näher zu kommen. Ehe ich hierauf eingehe, sei an den Bau einer Utricularíablase zum besseren Verständnis durch eine kurze Beschreibung erinnert.

Die Blasen unserer einheimischen und der meisten tropischen Arten stellen ungefähr linsenförmige, an den Seiten mehr oder minder eingedrückte, hohle Gebilde dar, die mit einer Öffnung versehen sind. Die im Innern und an der Mündung befindlichen Haare sowie andere Anhangsorgane, die je nach der Art sehr verschieden sind, können hier übergangen werden. Die Blasenwände sind mit Ausnahme eines Teils der Mündungsgegend zwei Zellagen stark. Außerdem durchzieht in der Sagittalebene ein Strang schmaler Zellen die Blasenwände, und zwar dorsal wie ventral, als Fortsetzung des Leitbündels, das vom Blasenstiel ausgeht. Die Mündung der Blase kann mit der Öffnung eines trichterförmig eingestülpten Sackes verglichen werden. Sie besteht im wesentlichen aus zwei Teilen, einem oberen Teil, der äußerst dünnen

1) Brocher, Frank, Le problème de l'Utriculaire. Annales de Biologie lacustre. Tome VI. Bruxelles 1911.

doch sehr elastisch gebauten „Klappe“, und einem unteren Teil dem „Widerlager“, das ein auf drei bis acht Zellagen verstärkten Teil der Blase bildet, an den die Klappe im Ruhezustand angedrückt liegt. Ein Druck auf die federnde Klappe bewirkt ein Sichöffnen der Blase, indem Klappe und Widerlager sich trennen und eine etwa halbmondförmige Öffnung den Weg ins Innere der Blase freigibt. Erwähnt sei, daß auf den Klappen unserer einheimischen Arten vier büschelförmig gruppierte Borsten sitzen, wie sie ähnlich sich an den Blättern von Dionaea und Aldrovandia finden.

Nach der bisher herrschenden Ansicht gehören die Blasen von Utricularia zu jener Gruppe von Insektivorenorganen. die Fanggruben ohne eigene an den lebenden Zustand der Pflanze geknüpfte Bewegungsfähigkeit darstellen. So schildern die meisten Beobachter, denen es gelang den Moment des Eintretens eines Tieres in die Blase zu beobachten, diesen Vorgang als vollständig aktiv vom Tiere ausgehend, erwähnen allerdings in einigen Fällen die Plötzlichkeit des Verschwindens des Insekts. Nun hätten zwar die bewegungslosen, zum Teil sehr großen Fremdkörper, wie Blattzipfel der eigenen Pflanze, Lemna-Pflänzchen, Stengelstückchen, die in der Mündung öfters eingeklemmt sich finden oder Organismen mit sehr schwacher Beweglichkeit, wie Desmidiaceen, Diatomeen, die neben allerhand Detritus im Blaseninnern vorkommen, am besten durch einen aktiven Fang der Blasen erklärt werden können, doch betrachtete man all dies mehr als Zufallsvorkommen, ohne zu beachten, daß die Klappe gewaltsamem Eindringen in das Innere der Blase ziemlichen Widerstand entgegensetzt. Unberücksichtigt blieben auch durch die alte Theorie die Fälle, in denen Würmer oder Insektenlarven mit dem Hinterende in den Blasen stecken, während ihr Vorderteil herausragt. Die Versuche von Simms und Moseley[1]), bei denen eben ausgeschlüpfte Fischchen den Pflanzen zum Fang geboten wurden, zum Teil auch gefangen wurden, und zwar in einem Falle beim Schwanzende, muten zwar etwas grotesk an, doch seien sie an dieser Stelle wenigstens erwähnt. Einen Fortschritt bedeuteten die Feststellungen Büsgens[2]), der ein gewaltsames Eindringen der Tiere in Abrede stellte und den Fang durch die besonderen Elastizitätsverhältnisse der Klappe, die auch am abgetöteten Material noch erhalten blieben, erklärte. Brochers Untersuchungen brachten einen völlig neuen Gesichtspunkt und scheinen geeignet der ganzen Frage eine

1) Simms und Moseley (Naturforscher, 1884, N. 29, p. 276) zitiert nach Biedermanns Zentralbl. f. Agrikulturchemie. Leipzig 1885, 14. Jahrg.

2) Büsgen, M., Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1888, Bd. VI.

andere Richtung zu geben. Sie zeigten, daß beim Fang die Seitenwände der Blase eine Bewegung ausführen. Allerdings sind nicht alle seine Beobachtungen zutreffend und seine daran geknüpften Theorien ergaben sich bei näherer Prüfung nicht als stichhaltig. Es wird daher nötig sein, an dieser Stelle den ganzen Vorgang nochmals zu besprechen, so wie er sich mir heute nach eingehender Nachprüfung und Vertiefung der Versuche darstellt.

Die Erscheinung konnte sowohl an unversehrten ganzen Pflanzen wie an abgeschnittenen Blättchen beobachtet werden. Der einfacheren Handhabung wegen wurden zu den Versuchen daher abgetrennte Blättchen verwendet. Da die Blasen von U. vulgaris und U. flexuosa (einer tropischen im Habitus U. vulgaris sehr nahestehenden Art, die im Winter zu den Versuchen diente) an den Blättchen alle mit der Mündung dem Hauptvegetationspunkt zugekehrt sitzen, so lassen sich die Blättchen in Glasschälchen schwimmend leicht so orientieren, daß man mehrere

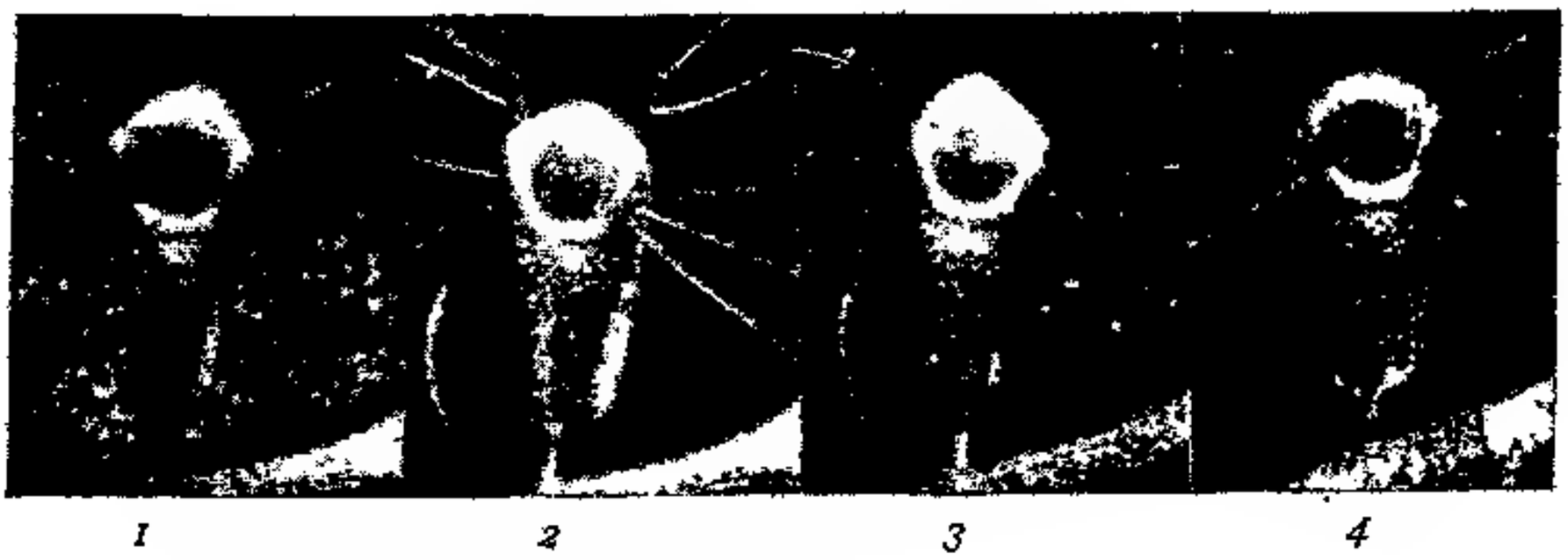


Fig. 1. Utricularia flexuosa. Von links nach rechts: *1* Blase vor der Berührung, *2* dieselbe Blase nach der Berührung, *3* desgl. nach 2 Stunden, *4* desgl. seitlich angestochen.

gleichgelagerte Blasen mit der Mündung nach oben zur Verfügung hat. In dieser Lage zeigen Blasen, die zum Fang befähigt sind — oder wie wir der Einfachheit halber sagen wollen, „reizbar“ sind, ohne damit den physiologischen Begriff einer Reizbewegung zu verbinden — ziemlich stark eingezogene Seitenwände (Fig. 1, *1* u. *3*). Auf diese Gestalt ist bei allen Versuchen von vornherein zu achten, denn Blasen, die etwas ausgebauchte Wände zeigen, eignen sich nicht zum Versuch; sie haben entweder unmittelbar eine Reizung hinter sich oder sind irgendwie geschädigt. Desgleichen sind junge, noch nicht völlig ausgebildete Blasen unbrauchbar. Hat man nun eine geeignet erscheinende Blase gefunden, so kann man versuchen, an ihr die Fangbewegung auszulösen. Ob man dies durch ein gegen die Klappe gelenktes Tierchen, etwa eine kleine Crustacee, oder durch Berührung mit einem Gegenstand, etwa

einer Nadel, ausführt, ist gleichgültig. Beobachtet kann die Erscheinung am besten unter einem binokularen Präpariermikroskop werden, doch kann man bei einiger Übung auch das normale Arbeitsmikroskop gebrauchen, ja man kann, wenn man mit der Art der Bewegung einmal vertraut ist, sogar mit einer starken Lupe arbeiten. Berührt man nun die schon erwähnten in der Nähe des unteren Klappenrandes sitzenden Borstenhaare — bei gut empfindlichem Material genügt schon diese leise Berührung — oder die Klappe selbst in der Nähe dieser Haare, so erfolgt in Bruchteilen einer Sekunde ein leichtes Zurückschnellen des unteren Teiles der Klappe, und zwar in der Mitte am stärksten, so daß eine etwa halbmondförmige Öffnung entsteht. Zu dieser Öffnung schießt die Flüssigkeit, die die Blasenmündung umgibt mit allem, was sich darin befindet, also auch einem die Berührung herbeiführenden Tierchen, Sandkörnchen usw. ins Innere der Blase. Gleichzeitig, oder wenigstens dem Beobachter gleichzeitig erscheinend, mit der Öffnung der Klappe schnellen die Seitenwände ruckartig auseinander. Die Blase scheint jetzt etwas weniger stark zusammengedrückt. Diese Bewegung der Seitenwände hatte das plötzliche Einströmen des Wassers in die Blase verursacht. Durch die Volumvergrößerung wurde die Flüssigkeit vor der Blase förmlich eingesaugt, und zwar in derselben Menge als das Volumen gewachsen war. Man kann sich von diesem Vorgang, den man direkt als ein Schlucken bezeichnen kann, auch überzeugen, indem man mit einer zur Kapillare ausgezogenen Glaspipette reizt und gleichzeitig aus ihr einen Tropfen Flüssigkeit austreten läßt. So lassen sich, ohne daß die Spitze der Pipette über die Blasenschwelle eingeführt wird, Farbstofflösungen, Quecksilberkügelchen, kurz flüssige Stoffe jeder Art ins Blaseninnere bringen. — Mitunter erfolgt, wenn eine nur schwache Empfindlichkeit der Blase vorliegt, die Bewegung der Klappe langsam, die vier sonst auseinanderstehenden Borstenhaare legen sich mit ihren Spitzen zusammen, gehen etwas nach rückwärts, wobei sich der untere Klappenrand öffnet und schnellen dann wieder vor. Ein solch langsamer Verlauf der Bewegung, bei dem die einzelnen Vorgänge zeitlich auseinander gezogen sind, kann nach meinen Erfahrungen etwa 1—2 Sekunden dauern. Er ist die einzige Möglichkeit, die Vorgänge an der Klappe in ihren feineren Einzelheiten zu beobachten, vorausgesetzt, daß bei der schnellen Bewegung sich alles in der gleichen Weise abspielt; doch dürfte hierbei das Zusammenlegen der Haare weniger deutlich ausgeprägt erfolgen. Die Stärke der Berührung spielt insofern eine Rolle, als bei ganz schwacher Berührung der Borsten oder der Klappe die Ausbauchung der Wände nur in ge-

ringem Maße erfolgt, während ein gewaltsames Emporheben der Klappe eine starke Ausbauchung der Seitenwände zur Folge hat.

Nach Brocher handelt es sich nun bei dem beschriebenen Vorgang um eine einmalige Erscheinung, die nicht wiederholt werden kann. Dies trifft nur insofern zu, als unmittelbar nach der ersten Reizung eine zweite nicht stattfinden kann. Im Gegenteil lassen sich die Borsten der Klappe eher abbiegen — wobei die Abknickungsstelle ungefähr in der Mitte des einzelnen Haares liegt —, als daß die Klappe dadurch gelüftet wird. Allerdings erfolgt auf gewaltsames Heben der Klappe noch eine Ausbauchung der Seitenwände, die über den normalen Nachreizzustand weit hinausgeht. Nach Ablauf einer gewissen Ruhezeit, die kürzeste bei einer großen Reihe von Versuchen von mir beobachtete, betrug 15 Minuten, ist die Blase wieder erneut befähigt, auf Berührung zu reagieren. Dies drückt sich auch in ihrer äußeren Form aus: Die Seitenwände erscheinen wieder stärker eingezogen, und zwar um so stärker, je länger die Ruhepause war, doch ist auch hier, ebenso wie bei der maximalen Ausbauchung (durch Lüpfung der Klappe) eine gewisse Grenze gesetzt. Auch nach erneuter Reizung ist nach einer entsprechenden Ruhepause die Blase wieder fähig, die Bewegung auszuführen. So habe ich ein und dieselbe Blase innerhalb von 3 Tagen 14mal gereizt in verschiedenen Intervallen, darunter zweimal durch Lüpfung der Klappe. Jedesmal erfolgte ein Wiederzurückgehen der Ausbauchung und die Reizbarkeit war dieselbe wie bei einer noch nie berührten Blase. Eine Vergrößerung der Blase während der Beobachtungszeit konnte nicht festgestellt werden, die Blase wurde vor und nach jeder Reizung mit dem Zeichenapparat in ihrem Seitenprofil gezeichnet so daß ein Zustandekommen der Bewegung auf Grund irgendwelcher Wachstumsspannungen ausgeschlossen erscheint. (Fig. 2 zeigt einige dieser Versuche.) — Daß die gleichzeitige Aufnahme von eiweißhaltigen Körpern die Blase nicht auf längere Zeit außer Tätigkeit setzt, zeigte mir ein Versuch, bei dem ich ein ca. $^1/_2$ stecknadelkopfgroßes Stückchen rohes Fleisch bei der Reizung einschlucken ließ. Nach $1^1/_2$ Stunden geprüft, zeigte sich die Blase wieder reizbar.

Die Utriculariablasen enthalten gewöhnlich nur Flüssigkeit, seltener beobachtet man Luft- oder Gasblasen im Innern. Derartige luftführende Blasen sind gleichwohl befähigt, die Schluckbewegung auszuführen, wie ich mich an einer sehr großen Zahl von Versuchsobjekten überzeugen konnte; Brochers gegenteilige Behauptung ist demnach nicht zutreffend. Wahrscheinlich lag bei ihm der Fehler daran, daß die Blasen kurz nach dem Eintreten der Luft geprüft wurden. Um zu sehen, ob auch

nach künstlichem Einführen von Luft die Blasen noch aktionsfähig bleiben würden, füllte ich 27 Blasen mittels einer kapillären Glaspipette mit Luft. Am anderen Tag waren 10 wieder gut reizbar. Sämtliche Versuchsblasen waren noch mit Luft gefüllt. Derartige Luftblasen sind übrigens ein gutes Mittel, um zu prüfen, ob vor der Schluckbewegung das Blaseninnere unter Zug oder Druck stehe; wäre dies der Fall, so müßte die Luftblase nach der Bewegung verkleinert bzw. vergrößert erscheinen. Ich habe verschiedene Luftblasen, die sich schon längere Zeit in den Blasen befanden, zu diesem Zwecke vor und nach der Schluckbewegung mit dem Zeichenapparat gezeichnet, konnte aber in keinem Falle eine Veränderung entdecken. Hier sei auch eine zuerst von Brocher gefundene, aber von ihm unrichtig gedeutete Erscheinung besprochen. Nimmt man eine ganze Utriculariapflanze oder auch einzelne Blätter mit Blasen aus dem Wasser, so hört man sofort oder nach einigen Sekunden ein eigenartiges, knackendes Geräusch und findet nun, daß ein Teil der vorher mit Flüssigkeit erfüllten Blasen mehr oder minder große Luftblasen neben der Flüssigkeit enthält. Was ist nun eingetreten? Brocher glaubt, daß die plötzliche Aufhebung des Wasserdruckes, der die Kontraktion der Wände verursache und im Innern der Blasen durch den Zug der elastischen Wände nach außen einen negativen Druck, wenn man so sagen darf, erzeuge, die Ursache der an der Luft eingetretenen Schnappbewegung sei. Abgesehen davon, daß der Druck einer Wassersäule von oft nur einigen Millimetern niemals derartige Kompressionserscheinungen hervorrufen könnte, spricht neben anderen Gründen gegen eine derartige Theorie der Blasenmechanik noch folgender Versuch: Eine ganze Utricularia vulgaris-Pflanze wurde aus dem Wasser gehoben und unter eine mit feuchtem Filtrier-

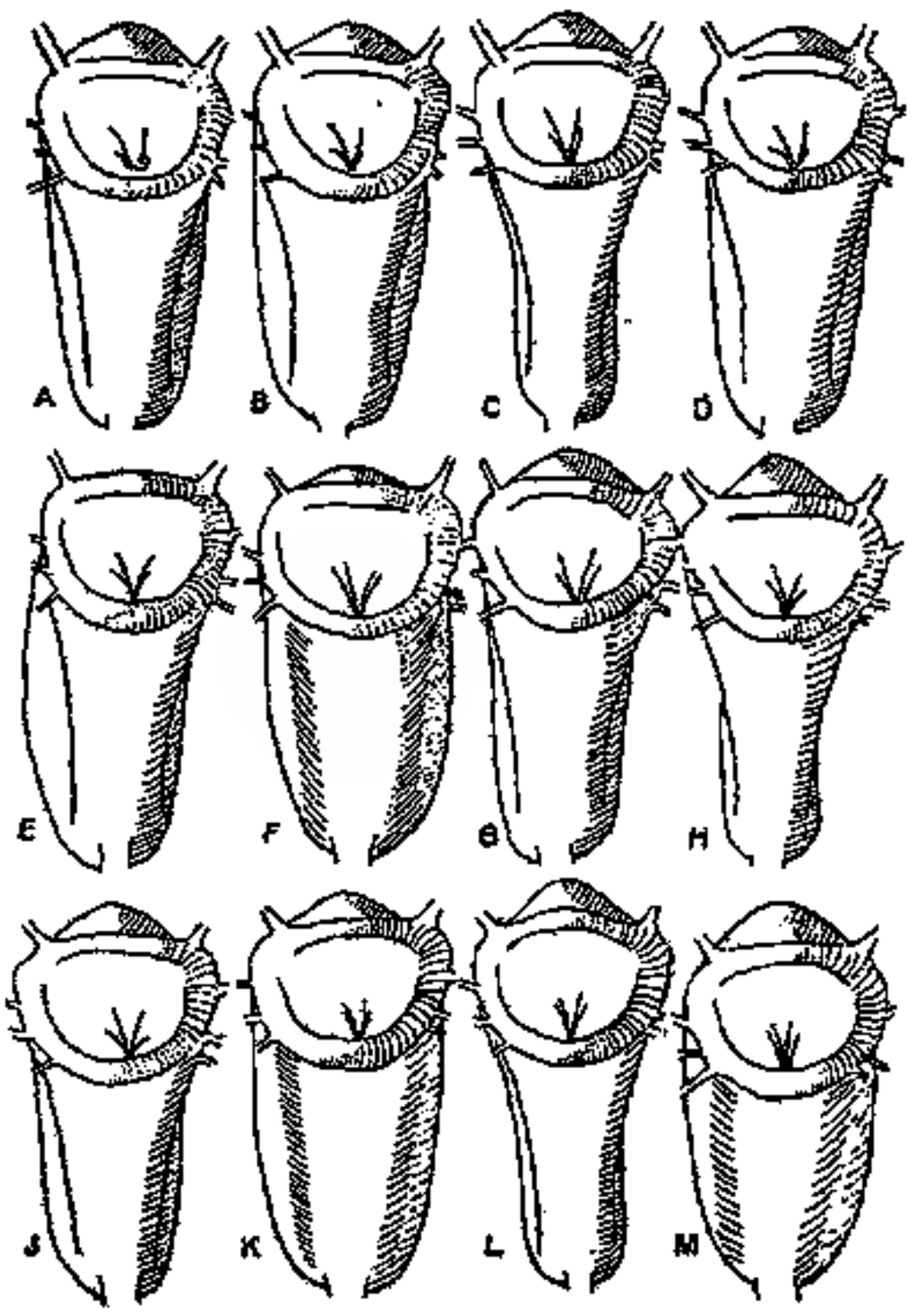


Fig. 2. U. flexuosa. *A* vor, *B* nach Berührung; *C* nach $2^1/_2$ St. Ruhe vor, *D* nach Berührung; *E* vor, *F* nach Aufdrücken der Klappe, *G* 2 St. nach Aufdrücken der Klappe; *H* vor, *J* nach Berührung, *K* nach unmittelbar auf die Berührung folgendem Aufdrücken der Klappe; *L* nach 6 St. Ruhe, *M* nach Anstechen. *A—D* Versuch des ersten, *E—G* des zweiten, *H—M* des dritten Tages.

papier ausgeschlagene Glasglocke verbracht. Am anderen Tage enthielten verschiedene Blasen Luft, an den Blattspitzen und sonstigen Vorsprüngen hingen reichliche Niederschläge von Wassertröpfchen und die Wände sämtlicher Blasen waren kräftig eingezogen. Bei Berührung erfolgte prompt die Schluckbewegung auch an der Luft; in die noch mit Flüssigkeit gefüllten Blasen trat dabei Luft ein. Die wahrscheinlichste Erklärung des Auftretens der Schluckbewegung beim Herausnehmen der Pflanzen an die Luft ist folgende: In dem die Mündung der Utriculariablasen umgebenden Vorhof, dessen Boden die Klappe bildet, bleibt auch an der Luft Wasser zurück. In das Oberflächenhäutchen dieser Wassermenge ragen die öfters schon erwähnten Borsten. Durch den geringen durch Oberflächenspannung verursachten Zug an den Borsten wird die Bewegung der Klappe ausgelöst, die Blase führt die Schluckbewegung aus und es wird, da der Vorgang an der Luft stattfindet, mit dem im Vorhof vorhandenen Wasser auch Luft eingeschluckt. Übrigens spricht auch die Tatsache, daß eine große Anzahl von tropischen Landutricularien, deren im Erdreich oder Moder, also auf alle Fälle nicht im Wasser befindliche Blasen mit großem Erfolg den Tierfang ausüben, wie ich mich bei einem umfangreichen zu anderen Zwecken von mir bearbeiteten Material oft zu überzeugen Gelegenheit hatte, gegen die angenommene Notwendigkeit eines vorhandenen Wasserdruckes. Bei einer dieser Arten U. longifolia, die im Münchener botanischen Garten kultiviert wurde, unternahm ich den durch die Kleinheit und den etwas überhängenden Blaseneingang nicht ganz leichten Versuch, die Blasen zu reizen. Wie ich aus dem heftigen ruckartigen Durcheinanderbewegtwerden der im Blaseninnern befindlichen Fremdkörperchen ersehen konnte, erfolgte auch hier eine Art Schluckbewegung an freier Luft.

Es sei nun zu meinen Versuchen, die Schluckbewegung auf anderem als dem normalen Wege durch Berührung der Klappe herbeizuführen, übergegangen. Wenn die Bewegung bei Utricularia auf eine Reizbewegung analog der bei Dionaea oder Aldrovandia zurückzuführen ist, wofür nach dem bisher Angeführten alles zu sprechen schien, so war die Annahme naheliegend, daß der Reiz auch durch eine mechanische Verletzung, durch chemische Mittel usw. auslösbar ist. Leider verhielten sich, das sei vorweggenommen, die in dieser Hinsicht ausgeführten Versuche teils widersprechend, teils neutral; nur ein Teil konnte in der angegebenen Richtung gedeutet werden. Abschneiden oder Abquetschen der Blätter, an denen die Blasen sitzen, löste in keinem Falle eine Bewegung der Blase aus. Ja man kann sogar den

Blasenstiel selbst abtrennen, ohne daß eine Reizbewegung erfolgt. Manchmal allerdings glaubte ich wahrgenommen zu haben, daß die Blasen eben abgeschnittener Blättchen weniger stark eingezogene Seitenwände und eine geringere Reizbarkeit zeigten als solche, die schon einige Zeit abgeschnitten ruhig lagen, doch fand ich bei sehr vielen Nachprüfungen dieses oft wiederholten Versuches so zahlreiche höchst reizbare Blasen, daß ich hier die Möglichkeit einer Täuschung für wahrscheinlich halte. Überhaupt ist die Kleinheit des Objekts und ferner der Umstand sehr störend, daß man mit einer Möglichkeit des Nichtfunktionierens, die nicht auf eine beabsichtigte Versuchsbehandlung zurückzuführen ist, stets zu rechnen hat, denn man kann die Reizbarkeit einer Blase aus ihrer Gestalt nur als sehr wahrscheinlich, nicht aber mit absoluter Sicherheit vorhersagen. — Abgeschnittene einzelne Blasen von U. flexuosa waren sofort nach der Abtrennung, reizbar und zwar erfolgte die Schluckbewegung derart stark, daß die Blasen eine kurze Strecke durch das Wasser vorwärts getrieben wurden. Diese Blasen wurden am anderen Tag wieder geprüft und reizbar gefunden. Es wäre denkbar, wenn auch vielleich nicht wahrscheinlich, daß das Nichteintreten der Bewegung bei der Verletzung auf mangelhafte Reizleitung zurückzuführen ist.

Anstechen der Blase selbst bewirkte, vorausgesetzt, daß der Stich die ganze Wand durchbohrte, eine äußerst starke Ausbauchung der beiden Seitenwände. An der Klappe konnte ich keine gleichzeitige Bewegung wahrnehmen. Bei diesem Versuch wurde dasselbe Maß, anscheinend die maximale Ausbauchung überhaupt, wie beim Lüpfen der Klappe erreicht (Fig. 1, *4*). Das Verhalten der Blase nach dieser Behandlung ist dagegen ein anderes. Es wurde eine auf ihre Reizbarkeit schon vorher durch Lüpfung der Klappe geprüfte Blase, nachdem die Seitenwände sich wieder eingezogen hatten, durch einen die Wand unterhalb des Widerlagers vollständig durchbohrenden Stich verletzt. Die Blase wurde nach 3 Stunden wieder untersucht, die Wände waren noch ebenso stark ausgebaucht wie gleich nach der Verletzung. Auch nach 6 Stunden und schließlich bei den letzten Untersuchungen, die nach 2 Tagen und dann nach weiteren 2 Tagen vorgenommen wurden, hatte die Blase ihre Reaktionsfähigkeit nicht wieder erlangt und ihre Form war unverändert geblieben. Eine Vergleichsblase, die gleichzeitig mit der Verletzung der anderen Blase durch Lüpfung der Klappe entspannt worden war, hatte schon bei der ersten Prüfung nach 3 Stunden ihre volle Empfindlichkeit wieder erlangt. — Zwei ebenfalls vorher geprüfte Blasen wurden durch je einen die eine

Seitenwand durchbohrenden Nadelstich entspannt; auch diese Blasen, zu den gleichen Zeitpunkten wie die vorige untersucht, verhielten sich ebenso und waren selbst nach 4 Tagen noch ausgebaucht und unreizbar. Diese Versuche würden eigentlich gegen die Annahme einer Reizbewegung sprechen, doch ließe es sich auch denken, daß der außerordentlich fein gebaute Blasenmechanismus durch die, selbst mit einer sehr feinen Nadel hervorgerufen, noch relativ beträchtliche Verwundung derart gestört wird, daß er dauernd funktionsunfähig wird.

Nachdem die Versuche, die Bewegung durch Wundreiz herbeizuführen, verschiedendeutige Resultate geliefert hatten, schien es mir sehr interessant zu erfahren, wie die Pflanze sich chemischen Reizen gegenüber verhielte. Da die Untersuchung einerseits in Wasser auszuführen ist, andererseits gerade bei diesen Versuchen vermieden werden muß, durch Heraushebung und Übertragen in eine Schale mit anderer Flüssigkeit eventuell allein schon eine Bewegung auszulösen, so ist eine genauere Dosierung der angewandten Mittel schwer möglich; man muß sich begnügen die Stoffe überhaupt einwirken zu lassen. Die Blättchen befanden sich bei diesen, sowie fast allen anderen Versuchen in einer Wassermenge von 5—10 ccm schwimmend. Zu dieser Wassermenge wurde etwa $^1/_2$ ccm Ammoniak hinzugefügt. Während des Zufügens und innerhalb 10 Minuten erfolgte keine Reizbewegung. Daß das Ammoniak sich genügend in der Flüssigkeit verteilt hatte, zeigte sich daraus, daß nach einer Viertelstunde die rote Anthokyanfärbung, die die Blasen teilweise zeigten, in das bekannte, durch Ammoniak hervorgerufene Grün übergegangen war. Indessen waren die Blasen in diesem Zustand noch berührungsempfindlich. Bei einem anderen Versuch ließ ich das starke Ammoniak mit der Pipette direkt in den Blasenvorhof auf die Klappe strömen. Hierbei trat in einigen Fällen eine Schluckbewegung ein, allerdings möglicherweise durch die mechanische Wirkung des Flüssigkeitsstroms oder infolge einer durch Schrumpfung der Klappe bedingten gewaltsamen Lösung der Klappe vom Widerlager. Auch ein Strahl reinen Wassers kann unter Umständen die Bewegung auslösen, wie Versuche zeigten. Konzentriertes Glyzerin wurde ebenfalls mit Pipette vorsichtig in den Blasenvorhof eingeführt. Das überschüssige Glyzerin floß dabei an den Außenwänden der Blase herab, diese wie mit einem Mantel umhüllend, es trat keine Schluckbewegung ein. Man konnte ein Eindringen des Glyzerins durch die Zellwände schon nach ca. 5 Minuten daraus ersehen, daß aus den Interzellularen unterhalb des Widerlagers ein großer Teil der Luft durch Flüssigkeit ersetzt wurde. Dieser Teil der Blase liegt bei der schon beschriebenen

Orientierung der Blasen in den Versuchsschälchen annähernd horizontal, das Glyzerin fließt also dort nicht ab, sondern lagert sich auf. Demzufolge werden sich die Einflüsse des Glyzerins dort schneller geltend machen als anderswo. Die Blasen waren auf Berührung um diese Zeit noch empfindlich. Alkohol wurde ca. 1 ccm den 10 ccm Wassers des Schälchens beigemischt, ohne daß eine Bewegung sich feststellen ließ. Beim Aufströmen auf die Klappe selbst erfolgte Schlucken, ebenso bei Sublimatlösung (gesättigte Lösung in destilliertem Wasser). Äther- und Chloroformwasser (gesättigte Lösung in destilliertem Wasser) ergaben in einer Menge von ca. 5 ccm zugefügt keine Reaktion der Klappe. Dagegen konnte ich beim Aufströmenlassen auf die Klappe selbst mitunter die Schluckbewegung wahrnehmen. Auch bei den Versuchen mit Chloroformwasser zeigte sich da, wo die Flüssigkeit direkt auf die Blase traf, die Verdrängung der Interzellularluft. — Erwähnt sei, daß auch ein von der Lichtleitung abgezweigter elektrischer Strom, der durch das Wasser geleitet wurde, keine Bewegung hervorrief.

Um zu sehen, wie eine starke Verminderung des umgebenden Luft- bzw. Wasserdruckes auf die Blase wirke, nahm ich eine teilweise Evakuierung mit der Wasserstrahlluftpunpe vor. Zu diesem Zwecke wurde das Beobachtungsschälchen durch eine durchbohrte Glasscheibe verschlossen und alles gut mit Plastilin bzw. Gummi abgedichtet. Trotzdem die Luftverdünnung oberhalb der Flüssigkeit ziemlich stark war, wie man aus der starken Volumzunahme einiger in verschiedenen Blasen vorhandener Luftblasen ersehen konnte, blieben die Blasen unbeweglich. Wieder ein Beweis für die Unhaltbarkeit der Brocherschen Annahmen.

Die nun zu behandelnden Versuchsreihen sollten die Aufgabe haben — falls die Annahme einer Reizbewegung stimmte — die Blasen in Starrezustand zu versetzen. Zunächst wurde dies mit Wärme versucht. Die ersten Versuche mit U. vulgaris wurden auf einem einfachen heizbaren Objekttische vorgenommen. Erwärmen $^1/_4$ Stunde und 1 Stunde, wobei die Temperatur zwischen 33° C und 40° C schwankte, ergab noch Reizfähigkeit. Hierauf wurde die Temperatur auf 43—44° C gesteigert und andere im Schälchen befindliche Blasen geprüft; auch diese reagierten noch. Nach diesen Versuchen wurden mehrere Schälchen mit Blättern im Thermostaten einer Temperatur von 45° C ausgesetzt. Nach einer halben Stunde zeigten acht untersuchte Blasen noch Reaktion; ebenso fanden sich noch nach 2 Stunden empfindliche Blasen, desgleichen nach 24 Stunden, wobei einige der Blasen mit Luft erfüllt waren. Auf 1 Stunde in den auf 48,5° C eingestellten Schrank gebrachte Blasen

reagierten noch in 10 Fällen. Auf 60° C gebrachte Blasen schienen tot, hatten stark kontrahierte Wände und blieben bei Berührung unverändert. U. flexuosa, die im Kulturbassin bei 28—30° C gehalten zu werden pflegte, versprach eine eventuell noch höhere Steigerungsmöglichkeit der Temperatur. Wegen der in der Flüssigkeit im Schälchen und im Schranke selbst herrschenden Temperaturdifferenz wurde von jetzt ab auch dieser Beachtung geschenkt. Beim Öffnen des nun auf 51° C eingestellten Schrankes sank die Schranktemperatur auf 48° C. Nach 2 Stunden, wobei anzunehmen war, daß die Temperatur auch im Schälchen wenigstens 1 Stunde auf 51° C gekommen und geblieben war, erfolgte die erste Prüfung. Verschiedene Blasen waren stark eingezogen, bauchten sich aber bei stärkerer Berührung der Klappe noch aus. Nach 14 Stunden war eine größere Anzahl von Blasen noch reaktionsfähig, die anderen schienen gelitten zu haben und waren stark ausgebaucht. Dieser Versuch wurde für einen kürzeren Zeitraum wiederholt und die Temperatur im Schälchen durch ein ständig eingestelltes Thermometer mitverfolgt. Nach 10 Minuten stand die Temperatur im Schälchen auf 40° C, nach 1 Stunde 30 Minuten seit Einbringen in den Thermostaten war die Temperatur auf 50° C angelangt. Die Objekte 1 Stunde auf dieser Temperatur belassen ergaben, daß die Mehrzahl der Blasen ausgebaucht und reaktionsunfähig war; einige ca. 4, reagierten noch auf stärkere Berührung der Klappe selbst. In den auf 53° C eingestellten Schrank gebrachte Schälchen zeigten nach einer halben Stunde bei der Ablesung in der Flüssigkeit 49° C, nach 1 Stunde 15 Minuten 50° C. Es fanden sich noch einige reizbare Blasen, die Mehrzahl war ausgebaucht und offenbar tot. Es scheint demnach, daß die obere Grenze der Auslösbarkeit des Bewegungsvorgangs der Blasen ziemlich mit der ihrer Lebensfähigkeit zusammenfällt.

Nun versuchte ich die untere Grenze festzulegen, wobei ich bis auf etwa 0° C ging. U. vulgaris wurde mittels Eis und Kochsalz gemischt je eine Viertelstunde auf 2° C und 0° C gehalten. In beiden Fällen blieb die Reizbarkeit erhalten. Ich versuchte es hierauf mit der vermutlich empfindlicheren U. flexuosa. Zunächst wurden anfangs Dezember verschiedene abgetrennte Blättchen über Nacht im Freien aufgestellt. Am anderen Morgen war die Temperatur in den Schälchen 11° C. Bei allen Blasen ergab sich eine gute Reaktionsfähigkeit. Daß sie nicht sehr gelitten haben konnten, zeigte sich daraus, daß die Mehrzahl von ihnen nach 3 Tagen noch berührungsreizbar war. Andere Blasen wurden auf 7 Stunden im Eisschrank bei einer Temperatur von 5° C gehalten; fünf Blasen waren noch gut reizbar. Ein Teil dieser

Blättchen, sowie neue wurden nun im Eisschrank mit Schmelzwasser auf 3° C abgekühlt, nach 24 Stunden waren sowohl die alten Blasen, wie die später hinzugebrachten noch reizbar. Schließlich brachte ich mit Salz- und Eisgemisch einige Blättchen auf 1° C. Nach 1 Stunde 20 Minuten waren die meisten ausgebaucht, einige andere aber noch reizbar. Es scheinen also auch nach unten hin die Grenzen der Reizfähigkeit und der Lebensfähigkeit ziemlich nahe zusammenzuliegen.

Von chemischen narkotisch wirkenden Stoffen erwiesen sich am harmlosesten Äther und Alkohol. Äther wurde zunächst in ganz starker Verdünnung gegeben, indem in eine geschlossene Petrischale mit Äther ein kleines Schälchen, das die Versuchsobjekte enthielt, eine halbe Stunde lang gestellt wurde. Die Blasen blieben reizbar (U. vulgaris). Es schien also angezeigt, mit stärkeren Dosen zu arbeiten und ich fügte Ätherwasser (gesättigt) in einer Menge von ca. 5 ccm zu etwa der doppelten Menge Wassers, in dem die Blättchen lagen. Nach einer halben Stunde wurden die Blasen geprüft, es erfolgte bei den meisten die Bewegung. Das Schälchen blieb über Nacht offen stehen und anderen Tags wurden die Blasen erneut untersucht, sie zeigten stark eingezogene Seitenwände und waren sämtlich reizbar. Die Flüssigkeit roch noch nach Äther. U. flexuosa zeigte ähnliche Unempfindlichkeit gegen Ätherwasser. Vergleichsweise sei hier angefügt, daß ich bei den Filamenten von Berberis vulgaris schon nach 15 Minuten mit Ätherdämpfen den Starrezustand erzielen konnte. Alkohol in einer Menge von 1—3 ccm zu etwa 10 ccm Wasser zugegeben, ergab nach einer halben Stunde noch keinen Starrezustand. Chloroformwasser in etwa der gleichen Menge wie Ätherwasser zugefügt, ließ nach etwa 10 Minuten keine Reizbarkeit mehr erkennen. Allerdings waren die Blasen sämtlich ausgebaucht und schienen zum mindesten schwer geschädigt. An anderen Stoffen wurden noch geprüft: Chloralhydrat (2 ccm 50%ige Lösung zugegeben, nach 3 Stunden noch deutliche Reaktion bei 15 Blasen, nach einer weiteren Stunde anscheinend tödlich gewirkt); Brucin (10 Tropfen wässerige konzentrierte Lösung zugegeben, nach 6 Stunden scheinbar schwache Ausdehnung der Blase, nach 14 Stunden Form wieder ungefähr wie zu Beginn des Versuchs, Reizbarkeit unversehrt); Sublimat (10 Tropfen konzentrierte Lösung zugegeben, nach $3^1/_4$ Stunden Seitenwandkontraktion etwas nachgelassen, Blase tot). Es war also auch durch chemische Mittel nicht gelungen, einen klaren Starrezustand zu erreichen.

Nach allem bisher Angeführten ist die Bewegung an das Vorhandensein des Turgors gebunden. Es war daher wünschenswert zu

erfahren, wie die Blasen auf Plasmolyse reagierten. Die Versuchspflanze war stets U. vulgaris. Bei den Vorversuchen trat die Plasmolyse an Blattzellen und Blattstielen auf zwischen $^1/_5$ und $^1/_6$ G.-Mol. Kaliumnitrats, in den Blasenzellen halbierter Blasen zwischen $^1/_4$ und $^1/_5$ G.-Mol. Eine ganze Pflanze in $^1/_5$ G.-Mol. starke Salpeterlösung gelegt, zeigte noch am anderen Tag reaktionsfähige Blasen. Auch in $^1/_4$ und $^1/_3$ G.-Mol. starke Lösungen gebrachte Pflanzen waren noch nach $1^1/_2$ Stunden reizbar. Die Membranen scheinen also dem Eindringen der Salpeterlösung einen ziemlichen Widerstand entgegenzusetzen. Zu den Hauptversuchen verwandte ich Rohrzuckerlösung und stellte die plasmolytische Grenze an halbierten Blasen, die in hohlgeschliffenen Objektträgern unter Abdichtung der Deckgläser mit Vaseline untersucht wurden, fest. $^1/_4$ G.-Mol. zeigte noch nach 2 Tagen keine Spur von Plasmolyse. Dagegen fand ich die Plasmolyse beginnend bei $^1/_3$ G.-Mol., und zwar zuerst in den vierteiligen Haaren des Blaseninnern. In den Zellen der Blasenwände begann sie viel später, ich konnte sie erst nach etwa 3 Stunden auftreten sehen. Dabei hatte es den Anschein, als ob sie bei der äußeren Zellage etwas geringer als bei der inneren wäre. $^1/_2$ G.-Mol. Rohrzucker zeigte schon nach 2 Stunden deutliche Plasmolyse aller Zellen.

Es wurden nun Blättchen mit Blasen rasch, ehe noch die Schluckbewegung beim Herausnehmen aus dem Wasser erfolgen konnte, in je zwei Schälchen mit $^1/_2$, $^1/_3$ und $^1/_4$ G.-Mol. Rohrzuckerlösung übertragen. Die eine Reihe sollte 12 Stunden unberührt bleiben, bei der anderen Reihe wurde bei $^1/_2$ G.-Mol. nach 3 Stunden, bei $^1/_3$ und $^1/_4$ G.-Mol. nach 5 Stunden die Prüfung vorgenommen. Die in $^1/_2$ G.-Mol. gelegenen Blasen waren nicht mehr reizbar. Die Wände bauchten sich dagegen beim gewaltsamen Lüpfen der Klappe in einigen Fällen langsam noch etwas aus. $^1/_3$ G.-Mol.: die Reizbarkeit erschien herabgesetzt, die Ausbauchung erfolgte augenscheinlich etwas verlangsamt. $^1/_4$ G.-Mol.: die Blasen waren noch gut reizbar. Nur bei dieser Reihe ($^1/_4$ G.-Mol.) zeigte sich die Reizbarkeit am anderen Tage regeneriert, doch schien sie vermindert. Bei $^1/_3$ G.-Mol. und $^1/_2$ G.-Mol. blieben die Blasen ausgebaucht und unbeweglich. Bei der Versuchsreihe $^1/_2$, $^1/_3$ und $^1/_4$ G.-Mol., die 12 Stunden ungereizt geblieben war, schien die Reizbarkeit schon bei $^1/_4$ G.-Mol. herabgesetzt, $^1/_3$ G.-Mol. reagierte nur mehr auf kräftige Berührung bzw. Lüpfung der Klappe durch langsames Ausbauchen der Seitenwände. Die Blasen von $^1/_2$ G.-Mol. hatten zum Teil stark eingezogene Wände, waren aber völlig bewegungsunfähig. Noch sei hier zweier Versuche mit stark plasmolisierenden Mitteln ge-

dacht. Es wurde eine Blase (U. vulgaris) mit Glyzerin gefüllt, indem mittels einer Pipette gereizt und im Moment des Schluckens das Glyzerin eingespritzt wurde. Diese Blase war nach einer Stunde außerordentlich stark angeschwollen, und zwar schien sie selbst über das beim Anstechen erreichbare Maximum gedunsen. Diese Erscheinung dürfte für einen sehr guten Verschluß der Blase durch die Klappe sprechen. Eine andere Blase (U. flexuosa) wurde mit 5 %iger Kalisalpeterlösung in gleicher Weise gefüllt und zeigte noch am anderen Tag die gleiche aufgeschwollene Form. Die Zellen dieser Blasen waren stark plasmolisiert.

Zusammenfassende Schlußbemerkungen.

Nach diesen Erfahrungen wird also der Tierfang bei Utricularia durch eine eng an den turgeszenten Zustand der Pflanze gebundene Schluckbewegung der Blase bewirkt. Die Mechanik dieser Bewegung ist schwer zu deuten. Sicher unrichtig ist, sie mit Wachstumserscheinungen oder den Druckverhältnissen der darüber lastenden Wasser bzw. Luftmasse in Zusammenhang zu bringen. Am nächstliegenden wäre es, sie als eine Reizbewegung ähnlich der bei Aldrovandia oder Dionaea zu betrachten. Wer unbefangen die Fangbewegung einmal beobachtete, wird auch zunächst dieser Meinung sein. Ich würde mich dieser Auffassung ohne weiteres anschließen, sprächen nicht so manche der obigen Versuche dagegen, so die Außerfunktionssetzung durch Anstechen, die Widerstandsfähigkeit gegen Wärme, Kälte, Äther usw. Die plasmolytischen Versuche können für und wider gedeutet werden.

Ein Einwand gegen die Reiztheorie könnte für mich noch darin liegen, daß ich bei durch Zeichnen mit dem Zeichenapparat kontrollierten interzellulären Luftblasen in den Seitenwänden niemals Größenveränderungen vor und nach der Reizung fand. Lägen ähnliche Verhältnisse wie bei Mimosa vor, so müßte, sollte man meinen, bei einem durch Turgorschwankung bedingten Wasseraustritt eine Verkleinerung der interzellulären Luftblasen erfolgen. Sehr erschwert wird die Beobachtung dieser Erscheinung durch zwei Faktoren, erstens den Umstand, daß man sich ziemlich starker Vergrößerungen bedienen muß, was die Wiederauffindung der gezeichneten Stelle nach der Reizung erschwert, doch können der Blase aufgelagerte Fremdkörperchen, Algen usw. zur Orientierung dienen; zweitens durch die dadurch bedingte Notwendigkeit, die Beobachtung unter Verwendung eines Deckglases aus-

zuführen. Dadurch ist einerseits die Beweglichkeit der Blase behindert, andererseits kann man in der Seitenansicht die Reizempfänglichkeit nicht so gut feststellen, wie in der Frontalansicht. Erfolgt dennoch ein Wasseraustritt, so könnte er nur an anderen Stellen erfolgen, etwa den zartwandigen vierarmigen inneren Haaren.

Andererseits scheint mir ein Organ, das Analoga bei Dionaea und Aldrovandia hat, sehr für einen Reizmechanismus zu sprechen, nämlich die vier der Klappe aufsitzenden Borstenhaare. Fig. 3 stellt einen Längsschnitt durch die Klappe an der Insertionsstelle zweier Borstenhaare dar. Die Klappe ist an der Spitze stark verdickt, ein Schutz gegen die Zerreißungsmöglichkeit, die hier am größten ist. An der Ansatzstelle der Haare und etwas darüber ist die Klappe am dünnsten, also auch am leichtesten deformierbar, sei es durch direkt auf die Klappe wirkenden Stoß, sei es durch die Hebelwirkung der berührten Borsten. Nimmt man eine durch das Plasma übertragene Reizbarkeit an, so wären an zwei Stellen der Haare Punkte, wo durch Druck bzw. Zug der Reiz am stärksten einsetzt: bei *a* in der Mitte der Borste und bei *b* an der Basis. An der ersten Stelle kann man bei starkem Druck auf die Spitze des Haares beobachten, wie dort das Haar sich abbiegt. Bei Aldrovandia liegt der Reizpunkt an ähnlicher Stelle. An der Basis dagegen befindet sich eine im Längsschnitt als rechtwinkliger Vorsprung erscheinende Stelle, die als Reizperzeptionsstelle ebenfalls möglicherweise eine Rolle spielt.

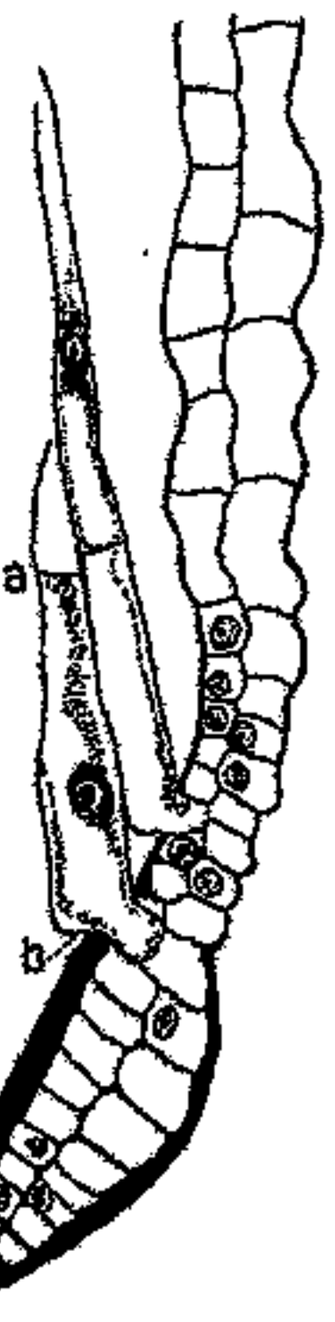


Fig. 3. U. flexuosa. Längsschnitt durch den mittleren Teil der Klappe.

Liegt keine Reizbewegung vor, so wäre meines Erachtens nur noch eine Theorie möglich: Die Blase ist so gebaut, daß sie imstande ist, die Flüssigkeit im Innern durch die vierarmigen Haare zu absorbieren. Die Seitenwände müssen dem Kohäsionszug folgen und geraten in eine gewisse Spannung. Die höchst elastische Klappe, die, wie wir gesehen haben, dem Widerlager ziemlich fest aufliegt, gerät durch den ihrer Druckwirkung entgegenarbeitenden Zug der Seitenwände in eine Art labilen Gleichgewichts, das durch die leiseste Bewegung oder durch Schrumpfung der Klappenzellen gestört werden muß und die Seitenwände in ihre frühere Lage zurückschnellen läßt. Aus dieser erfolgt durch Absorption des Innenwassers die Wiederherstellung der Spannung aufs neue. Widersprechend scheinen mir die Versuche an

Luftblasen enthaltenden Blasen zu sein, während die Versuche mit Anstechen dafür sprächen und die meisten anderen Versuche sich in diesem Sinne auslegen ließen. Eine Hauptschwierigkeit scheint mir für die Theorie in der Langsamkeit der Wasserbewegung in Wasserpflanzen zu liegen. Daß die Blasen genügend hermetisch schließen, dürfte aus dem Umstand hervorzugehen, daß mit Eosinlösung (die übrigens stark schädigend wirkt) oder Methylenblaulösung gefüllte Blasen den Farbstoff ein paar Tage lang nicht durch die Klappe diffundieren ließen. Eine Fortschaffung der Farbstofflösung durch die Gefäße konnte ich nicht wahrnehmen, weder beim Eosin noch Methylenblau, das sehr schnell in die vierarmigen Haare überzugehen vermag. Im Falle die angeführte Theorie zutreffend wäre, müßte man auch mit der Möglichkeit des Schluckens ohne äußeren Anstoß rechnen, wenn der Absorptionszug den elastischen Widerstand der Klappe überschreitet. Möglicherweise könnte man durch im Außenwasser suspendierte Stoffe, Karmin oder Tusche, die dann im Blaseninneren nachzuweisen wären, dies feststellen. Ich habe selbst einige Versuche in dieser Richtung unternommen, sie scheiterten aber daran, daß bei schwachen Vergrößerungen die Untersuchung des Blaseninneren nicht gut durchgeführt werden kann, der Anwendung stärkerer Vergrößerungen aber die außerordentliche Stoßempfindlichkeit der Blase im Wege ist, durch die natürlich die Außenstoffe auf ungewünschte Weise ins Blaseninnere gelangen. Die ausgeführte Theorie schlösse übrigens die Annahme einer gewissen Reizbarkeit der Klappe bzw. der als Reizperzeptoren wirkenden Haare nicht aus, als Vervollkommnung des ganzen Apparats. — Das Utriculariaproblem stellt also immer noch Fragen, die der Antwort harren. Mögen die vorliegenden Untersuchungen dazu beitragen die Frage erneut in Fluß zu bringen.

Herrn Geheimrat v. Goebel, in dessen Institut die Versuche zum großen Teil ausgeführt wurden, sei für sein stetes Interesse und seine Ratschläge bestens gedankt, ebenso Herrn Prof. Renner, aus dessen Besprechungen ich manche Anregung schöpfte.

Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung?

Von Dr. **Markus Hallermeier.**

Schon seit langem weiß man (Jussieu, Needham), daß bei einer großen Anzahl von Pflanzen der Pollen momentan platzt, wenn er mit Wasser in Berührung kommt. Koelreuter hielt das für den normalen Vorgang beim Befruchtungsprozeß. Später als man den wahren Sachverhalt, die Schlauchbildung, entdeckte, bildete die Tatsache des Platzens der Pollenkörner im Wasser den Grund, warum man allgemein behauptete, eine Benetzung sei für den Pollen unbedingt verderblich Auch Van Tieghem hielt an dieser Anschauung fest, obwohl er bereits wußte, daß eine große Anzahl von Pflanzen einen Pollen besitzt, der im Wasser normal keimt. Diese Empfindlichkeit der Pollenkörner bildete die Voraussetzung für die eigentümliche, ökologische Betrachtungsweise, die uns zuerst bei Kerner v. Marilaun begegnet und die sich seither fast unumschränkt erhalten hat, ja vielfach in ganz romanhafte Schilderungen des Pflanzenlebens ausgeartet ist: der für die Erhaltung der Pflanze so notwendige Pollen muß geschützt werden, wenn er nicht bei ständig heiterem Himmel während der Blütezeit eines solchen Schutzes entbehren kann. „In Gegenden, wo die Pflanzen während der Blütezeit jeden Augenblick vom Regen überrascht werden können, finden wir darum zahlreiche Einrichtungen, die auf ein Überwölben und Einhüllen der Antheren hinausgehen, durch welche der Pollen direkt gegen Nässe geschützt wird“ (Kerner, Bd. II, S. 283). Nach Kerner sollten Blüten ohne solche Schutzeinrichtungen nur in Gegenden vorkommen, wo die Blütenzeit in regenlose Perioden fällt.

Weil es aber auch in regenreichen Gebieten Pflanzen ohne solche „Schutzeinrichtungen“ gibt, andererseits aber viele Pollenarten vom Wasser gar nicht beschädigt werden, kombinierte Lidforss das zur Anschauung, daß solche gegen Wasser widerstandsfähige Pollenkörner hauptsächlich bei denjenigen Pflanzen vorkommen, deren Staubbeutel und Narben den atmosphärischen Niederschlägen exponiert sind, daß dagegen empfindlicher Pollen hauptsächlich bei denjenigen Pflanzen vorkomme, welche geschützte innere Organe besitzen. Er sucht diese seine Anschauungen auch durch Beobachtungen zu erhärten. Freilich

kann man sich bei einer kritischen Betrachtung seiner Arbeiten nicht ganz des Gedankens erwehren, daß das Resultat von der These beeinflußt ist. Er verschweigt dabei jedoch nicht, daß es von dieser Regel auch bemerkenswerte Ausnahmen gibt, bezeichnet sie aber als Unregelmäßigkeiten, die nur beweisen, daß die Schutzbedürftigkeit allein nicht immer ausschlaggebend ist für das Vorkommen oder Fehlen von Bildungen, die als Schutzeinrichtungen gedeutet werden können. Er will darum gewisse Form- und Stellungsverhältnisse der Blüten nicht in dem Maße wie Kerner als Anpassungen für den Pollenschutz deuten, sondern mehr jene Schutzmittel betonen, die im Pollen selber vorhanden sind. Als solche bezeichnet er neben „jener wunderbaren Selbstregulation der Pflanzen, kraft deren sie bei feuchtem Wetter, wo auf einen heiteren Sonnenblick bald ein plötzlicher Regenguß folgt, einen gegen Nässe widerstandsfähigen Pollen erzeugen, bei schönem Wetter aber empfindlichen Pollen ausbilden sollen", namentlich den Stärkegehalt der Pollenkörner.

Letztere Angabe, den Stärkegehalt der Pollenkörner als Schutzmittel betrachtet, suchten Schüler Lidforss zu beweisen, jedoch mit wenig Glück, weil es eben auch viele sehr empfindliche Pollenkörner mit hohem Stärkegehalt gibt z. B. Geraniaceen (Tischler 1917, p. 442, Pfundt 1910, Sterner 1913).

Lidfors sucht sich die große Empfindlichkeit mancher Pollenarten, namentlich das Platzen, nach darwinistischer Methode, als eine im „Kampf ums Dasein" erworbene Eigenschaft zu erklären: „Es ist einleuchtend, daß von den austreibenden Pollenschläuchen derjenige das Ziel — die Eizelle — erreichen wird, der ceteris paribus am schnellsten wächst. Um aber ein schnelles Wachstum zu ermöglichen, muß das Korn resp. der Schlauch relativ große Wassermengen aufnehmen können, und obwohl die Wachstumenergie bekanntlich keineswegs von der Turgorgröße allein abhängig ist, wird sich bei den Pollenkörnern bald das Bestreben geltend machen, Wasser anziehende Molekulargruppen in sich zu entbinden. Mit dem Vorhandensein wasseranziehender Verbindungen innerhalb der Pollenzelle ist aber auch die erste Bedingung des Platzens gegeben. Während nun der Wettkampf der einzelnen Pollenschläuche um die Eizelle darauf gerichtet ist, schnell wachsende Körner heranzuzüchten, werden bei ungeschützten Formen die atmosphärischen Niederschläge bewirken, daß die leicht platzenden Körner im allgemeinen eliminiert werden und die Zukunft gehört denjenigen Pollenzellen, die ohne vom Wasser geschädigt zu werden, die größte Wachstumsenergie besitzen. Ganz anders bei den geschützten Formen. Hier werden die

am schnellsten wachsenden Schläuche das Feld behaupten, gleichgültig ob sie ihre große Wachstumsenergie durch gesteigerte Empfindlichkeit gegen Wasser erkaufen müssen oder nicht."

Weiter fand Lidforss, was ich auch bestätigen kann, daß die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Nässe in vielen Fällen von zufälligen äußeren Faktoren beeinflußt wird. Feuchte Luft erhöht oft die Widerstandsfähigkeit des Pollens, trockene Luft setzt sie herab.

Wenn Lidforss weiter folgert: infolgedessen finden sich bei xerophilen Pflanzen, oft auch bei ungeschützten Formen, ein gegen Nässe empfindlicher Pollen dagegen bei hydrophilen Pflanzen mit geschützten Sexualorganen ein unempfindlicher Pollen, so lassen sich damit zwar alle Vorkommnisse in die Theorie einreihen, nur muß man jedesmal den passenden Grund für das verschiedene Verhalten wählen.

Lidforss gibt damit selber zu, freilich unter Hinweis auf die Kompliziertheit der Verhältnisse, daß tatsächlich alle Fälle vorkommen können und in der Natur faktisch auch vorkommen.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß dauernd trockenes Klima nicht etwa das Keimplasma in der Weise ändern könnte, daß eine vererbbare Eigenschaft entsteht, hier eine vererbbare größere Empfindlichkeit des Pollens gegen Benetzung.

Seit Lidforss wurde unser Wissen über die Biologie des Pollens bedeutend erweitert, namentlich was Keimungsbedingungen, Reizbarkeit, Lebensdauer und Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenkörner anlangt. Doch kann darauf nicht näher eingegangen werden. Die ökologische Frage, wie sie Lidforss behandelt hat, ist meines Wissens seitdem nicht mehr Gegenstand experimenteller Untersuchungen gewesen. Zur Klärung dieser Frage sollen nachfolgende Untersuchungen beitragen. Es ist im wesentlichen eine Nachprüfung der Befunde von Lidforss.

Methode der Pollenuntersuchung auf Empfindlichkeit.

Zur Untersuchung der Pollenkörner auf ihre Empfindlichkeit wurde dieselbe Methode angewendet, wie Lidforss sie gebrauchte. Die Objektträger, auf welchen die Kulturen angesetzt wurden, wurden sauber gereinigt, längere Zeit in Leitungswasser gespült und dann mit destilliertem Wasser nachgespült. Schädliche Salze, namentlich Ca-Salze, wie sie im Leitungswasser vorkommen, konnten demnach die Kulturversuche nicht beeinträchtigen. Als Kulturflüssigkeit wurde destilliertes Wasser verwendet, wie es im Pflanzenphysiologischen Institut zu München zur Verfügung steht. Außerdem Regenwasser, welches in Glasschalen in

der Natur aufgefangen wurde. Leitungswasser wurde nie verwendet. Die Kulturen wurden im stehenden Tropfen auf Objektträgern gemacht. Meistens wurde Regenwasser neben destilliertem Wasser auf demselben Objektträger zum Versuch verwendet. Die Kulturen wurden dann auf feuchtgehaltenes Filtrierpapier unter Glasglocken gestellt, auf einen hellen, jedoch unbesonnten Platz des Laboratoriums, und meist 3 Tage lang beobachtet. Als Versuchspflanzen wurden möglichst Familien ausgewählt, in welchen Arten mit hängenden, geschützten Blüten neben Arten mit aufrechten ungeschützten Blüten vorkommen. Daneben wurden auch viele andere Blüten auf ihre Pollenempfindlichkeit geprüft. Der Pollen wurde nur aus ganz reifen, spontan sich öffnenden Antheren genommen. Dabei wurde auf die dem Aufblühen vorausgehende Witterung und auf den feuchten, schattigen oder trockenen, sonnigen Standort der Pflanzen geachtet. Daneben wurde soviel als möglich im Freien darauf geachtet, wie angebliche Schutzeinrichtungen funktionieren und wie sich der Pollen bei Benetzung durch Regen in der Natur verhält. Soviel zur Methode der Untersuchung.

Die speziellen Ergebnisse der Untersuchung bei den einzelnen Pflanzenarten können in der im „Pflanzenphysiologischen Institut zu München“ aufliegenden Arbeit eingesehen werden. Hier sollen die einzelnen Familien nur allgemein charakterisiert werden und nur wichtigere, von früheren abweichende Befunde ausführlicher angegeben werden.

Monocotyledones.

Cyperaceae. Bei den anemophilen, ungeschützten Carices ist der Pollen ziemlich empfindlich gegen Benetzung. Vielleicht etwas weniger empfindlich bei Arten von sehr feuchtem Standort. Doch platzt auch hier der Pollen vielfach.

Gramineae. Die durchwegs windblütigen Gramineen besitzen einen sehr empfindlichen Pollen, der in Wasser größtenteils gewaltsam platzt. Zuweilen kommt in feuchter Luft Schlauchbildung vor (vgl. Jost 1915, p. 507).

Colchicaceae. Die Colchiaceen, aufrecht ungeschützt, besitzen widerstandsfähigen Pollen. Eine Abhängigkeit von der Witterung liegt nicht vor.

Liliaceae. Von den Scilla-Arten keimt meist ein größerer Teil des Pollens, jedoch kommen überall auch Platzungen vor. Hängende und aufrechtstehende Arten zeigen keinen wesentlichen Unterschied. Die Empfindlichkeit variiert etwas bei den verschiedenen Arten und scheint von der Feuchtigkeit der Luft etwas anhängig zu sein.

Das Verhalten der Pollenkörner von Gagea ist bei den verschiedenen Arten ein sehr einheitliches, wie auch Lidforss bemerkt. Die Abhängigkeit von der herrschenden Luftfeuchtigkeit ist ziemlich groß.

Die Fritillaria-Arten, alle hängend und sehr gut geschützt, besitzen einen Pollen, der zum größtenteil im Wasser schöne Schläuche bildet, dabei platzt bei trockenem Wetter ein Teil des Pollens. Bei feuchter Witterung kommt vielfach ein Platzen überhaupt nicht vor. Die Empfindlichkeit weicht wenig von den ungeschützten Scilla-Arten ab und ist entschieden geringer als bei vielen aufrecht stehenden ungeschützten Liliaceen, z. B. Anthericum.

Der Pollen der Ornithogalum-Arten ist gegen Benetzung wenig widerstandsfähig, und zwar nicht nur der von hängenden Arten (nutans), sondern auch von den anderen, aufrechten. (O. umbellatum, narbonense, libanoticum).

Der Pollen der aufrechtstehenden Tulipa-Arten ist gegen Benetzung empfindlich. Er platzt größtenteils im Wasser. Ein kleiner Teil (10—30%) keimt auch. Die Empfindlichkeit ist allem Anschein nach abhängig von der Witterung. Wie Lidforss den Tulipapollen als sehr widerstandsfähig bezeichnen kann, begreife ich nicht. Vielleicht hängt es von der feuchteren Luft des Nordens ab. Allerdings führt er als einzigen Beleg nur T. Gesneriana an, und zwar ohne Angabe der Witterungsverhältnisse. Überdies sind die Tulpen meist Kinder einer trockenen Heimat und damit eine größere Empfindlichkeit des Pollens ohne weiteres verständlich.

Die Anthericum-Arten, welche alle aufrecht stehen und ungeschützte Antheren besitzen, haben einen gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollen, der rasch im Wasser zugrunde geht ohne zu keimen.

Welche Anthericum-Arten mit nickenden Blüten Lidforss im Auge hat (1896 p. 15) entzieht sich meiner Kenntnis. Eine spezielle Art führt er nicht an.

Der Pollen der Muscari und Hyacinthus-Arten ist gegen Wasser sehr empfindlich.

Convallaria und nahestehende Arten teils aufrecht, teils hängend, verhalten sich in bezug auf Pollenempfindlichkeit sehr gleichförmig. Ein größerer Teil des Pollens keimt sehr schön, ein kleinerer Teil, der bei Trockenheit und sonnigem Standort sich etwas erhöht, platzt auch. Das Hängen der Blüten hat hier mit Schutz oder Empfindlichkeit des Pollens nichts zu tun. Jedenfalls ist der Parallelismus nicht so sehr „deutlich ausgeprägt," wie Lidforss meint. Im Gegenteil gerade hier tritt mit

aller Klarheit hervor, daß das Nicken keine Einrichtung ist, die durch das Bedürfnis den Pollen zu schützen verursacht worden wäre, oder durch natürliche Auslese entstanden sein bräuchte.

Näher ausgeführt sei:

Polygonatum multiflorum hängend. 1. Standort schattig. Der Pollen quillt langsam auf, keimt zum größten Teil sehr schön (60—70 %). Nach mehreren Stunden waren etwa 5 % der Pollenkörner geplatzt. Die Entwicklungszeit war dauernd sonnig. — 2. Standort stark besonnt. Untersuchung nach mehreren sehr heißen Tagen: Nach 4—5 Min. platzten einzelne Pollen. Nach mehreren Stunden hatten etwa 10 % Schläuche gebildet, der größte Teil war geplatzt. Ebenso verhielten sich P. verticillatum, P. officinalle). Nach einem starken Regen am 27. Mai 1921 waren die Blüten aller Polygonatumarten im Innern völlig durchnäßt. Das Wasser war durch Adhäsionswirkung zwischen den Zipfeln der Blumenkrone eingedrungen und hatte die dort befindlichen Antheren benetzt. Das gleiche war auch der Fall bei Exemplaren am natürlichen Standort in den Alpen (13. Juni 1921). Der Schutz durch Hängen ist hier völlig illusorisch. Der Pollen solcher durchnäßter Blüten hatte größtenteils Schläuche gebildet. Ein Teil der Schläuche war auch in die Narben eingedrungen. Von solchen Blüten fruchteten später auch einzelne. Die meisten fielen ab.

Die Allium-Arten haben Pollen, der gegen Benetzung im allgemeinen wenig empfindlich ist. Er keimt zum größten Teil schön. Dabei kommen große individuelle Schwankungen vor, die jedoch nicht zusammenhängen mit der hängenden oder aufrechten Stellung der Blüten. Das Hängen kann hier nicht als Schutzeinrichtung in Betracht kommen, weil tatsächlich dieser Effekt damit nicht erreicht wird, wie

Allium narcissiflorum zeigt. Der ganze Blütenstand ist hängend, jedoch sind schon nach kurzem Regen auch die inneren Organe, namentlich bei den äußeren geöffneten Blüten des Köpfchens, völlig durchnäßt. Vom Pollen bilden 30—50 % Schläuche. Ein Platzen wurde nicht beobachtet.

Die Hemerocallis-Arten sind sehr empfindlich, obwohl sie aufrechtstehen und ungeschützte Antheren besitzen.

Wenn man die Reihe der Liliaceen überblickt, so rekrutieren sich die Arten mit sehr empfindlichen Pollen weitaus zum größten Teil aus aufrechtstehenden Arten. Freilich sind diese Arten meist in trockenen Klimaten zu Hause. Aber auch bei uns gibt es Familien mit sehr empfindlichen Pollen und ungeschützten Antheren (Anthericum, Hemerocallis, Ornithogalum). Ob bei Ornithogalum sulphureum, aufrecht ungeschützt, der Pollen die ersten Stunden unbeschädigt bleibt ohne zu keimen, wie Lidforss 1899, p. 273 angibt, konnte ich nicht entscheiden, jedenfalls macht es das Verhalten anderer Ornithogalum-Arten unwahrscheinlich. Es gibt auch aufrechtstehende Liliaceen mit unempfindlichen Pollen (Tritelleja, Allium), aber sie sind nicht viel unempfindlicher als

manche hängende Arten (Fritillaria, Polygonatum). Wenn es auch ganze Familien mit hängenden, gut geschützten Blüten gibt (Muscari), so ist das nicht zu verwundern. Von einer Parallele zwischen Geschütztsein der Antheren und größerer Empfindlichkeit des Pollens zu reden, liegt aber da keine Berechtigung mehr vor. Im allgemeinen ist der Pollen aller Liliaceen sehr empfindlich, was sich durch das Platzen oder durch rasches Keimen zu erkennen gibt. Individuell variiert diese Empfindlichkeit mehr nach der einen oder anderen Richtung. Das zufällige Zusammentreffen von Geschütztsein und großer Pollenempfindlichkeit mag dabei wohl von Bedeutung sein für die geographische Verbreitung mancher Liliaceen, ist es aber nicht durchwegs.

Amaryllidaceae. Die untersuchten Amaryllidaceen zeigten insgesamt ein ziemlich gleichmäßiges Verhalten gegen Benetzung des Pollens. Typisch war für alle das verhältnismäßig langsame Anschwellen des Pollens. Weitaus der größte Teil bildete schöne Schläuche. Ein verhältnismäßig geringer Teil platzte. Eine Parallelle zwischen Hängen, Geschütztsein und Empfindlichkeit liegt auch hier nicht vor. Gerade Narcissus poeticus, deren Antheren wegen der verhältnismäßig kurzen Nebenkrone leicht benetzt werden können, hat den empfindlicheren Pollen. Auch bei Clivia-Arten sind die aufrechtstehenden ebenso empfindlich wie die hängenden. Es macht im Grunde wenig aus, ob der Pollen kurz nach dem Beginn des Keimens platzt (Cl. nobilis), oder ohne zu keimen nach kürzerer Zeit platzt (z. B. Cl. miniata).

Iridaceae. Die Iridaceen haben einen gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollen. Er platzt im Wasser sofort, und zwar bei ungeschützten ebenso wie bei geschützten. Feuchte Luft beeinflußt die Empfindlichkeit gegen Benetzung offenbar nicht, denn bei Iris pseudacorus, welche an ständig feuchten Standorten wächst, ist der Pollen gleich empfindlich. Es zeigt das alles deutlich, daß es sich hier um eine charakteristische Eigenschaft der Familie handelt. Der Schutz durch die blattartigen Narbenlappen ist vielfach ein sehr unvollkommener, außer bei Arten, wo die Narbenlappen den Blättern des äußeren Blütenhüllkreises dicht angedrückt sind.

Am 15. Mai 1921 habe ich nach einem starken Regen eine große Zahl von Blüten untersucht. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle waren die bereits geöffneten Antheren durchnäßt. Das von den äußeren Blättern der Blütenhülle abprallende Wasser hatte die Antheren getroffen und den Pollen verdorben. Bei noch geschlossenen Antheren haftete das Wasser in kleinen Tröpfchen daran oder war zum größten Teil nach unten abgeflossen.

Dicotyledones.

Ranunculaceae. Die Helleborus-Arten haben alle sehr empfindlichen Pollen, ob sie nun hängend und geschützt sind oder mehr oder weniger aufrecht stehen und ungeschützt sind. Vielfach wird angegeben, daß der Pollen der Frühjahrsblüher weniger empfindlich sei gegen Benetzung (Lidforss, Jost). Das mag für viele Blüten gelten, ist jedoch nicht allgemeine Regel, wie Helleborus zeigt.

Bei den Ranunculus-Arten (ebenso Ficaria und Caltha) kommen überall im Wasser platzende Pollenkörner vor. Meist keimt nur ein geringerer Teil (bis zu 30%) des Pollens. Er kann darum als verhältnismäßig wenig empfindlich bezeichnet werden.

Bei den Trollius-Arten schließen meist die Blumenblätter fast kugelförmig zusammen. Es bildet das aber doch nur zweifelhaften Regenschutz. Nur bei T. pumilus ist die Blüte ganz offen. Der Pollen zeigte bei allen das gleiche Verhalten gegen Benetzung. Etwa der dritte Teil des Pollens keimte schön. Ein Platzen konnte nirgends beobachtet werden.

Die Anemone-Arten besitzen einen Pollen, der in Wasser sporadisch platzt und meist nur zum kleineren Teil Schläuche bildet. Eine geringe Abhängigkeit von der Witterung liegt vor. Eine Parallele zwischen Hängen und Empfindlichkeit ist nicht ausgesprochen vorhanden. Wenn bei A. alba hängend mehr Körner platzten, so weicht das nicht viel von aufrechtstehenden Arten ab.

Der Pollen der Clematis-Arten ist gegen Benetzung ziemlich widerstandsfähig. In der Keimung sind sie individuell etwas verschieden. Auf keinen Fall aber haben hängende Arten empfindlicheren Pollen, z. B. ist

C. alpina hängend und sehr gut geschützt. Nach starkem Regen waren auch in den Alpen die Antheren innen völlig trocken, so daß der Pollen beim Erschüttern stäubte. Der Pollen quillt im Wasser langsam auf, platzt nicht und bildet fast restlos sehr schöne Schläuche.

Die Aquilegia-Arten haben Pollen, der größtenteils im Wasser sehr schön keimt und zwar bei hängenden geschützten Formen ebenso wie bei aufrechten ungeschützten. Wenn Lidforss sagt: „die meisten Arten dieser Gattung haben steil nach unten gerichtete Blumen, deren Sexualorgane von den übergewölbten Kronblättern gut geschützt sind und deren Pollen gegen Benetzung sehr empfindlich ist. Andere Arten dagegen richten ihre Blüten schräg oder gerade aufwärts, so daß die Sexualorgane den atmosphärischen Niederschlägen exponiert sind; der Pollen dieser Arten ist gegen Nässe sehr widerstandsfähig und treibt

in H_2O gut ausgebildete Schläuche (1899, p. 278)", so habe ich das nicht gefunden; denn von der hängenden A. vulgaris keimt der Pollen ebenso schön wie der von der aufrecht stehenden A. formosa.

Die Berberideae besitzen einen Pollen, der zum kleineren Teil im Wasser platzt, zum größeren Teil aber schöne Schläuche bildet. Bei den verhältnismäßig gut geschützten hängenden Epimedium-Arten war der Teil der platzenden Körner am geringsten. Es hängt das wohl zusammen mit dem schattigen Standorte der letzteren, obwohl auch bei Exemplaren von sonnigem Standorte der Pollen nicht viel empfindlicher war. Bei Berberis-Arten platzte ein größerer Teil des Pollens ohne Unterschied auf die Stellung der Blüten. Übrigens wird durch das Hängen der Blüten bei B. tatsächlich ein Regenschutz nicht erreicht.

Solanaceae. Der Pollen der Solanaceen reagiert sehr rasch auf Wasser entweder durch Platzen oder durch rasches ergiebiges Wachstum, verbunden mit geringen Platzungen. Auch hier ist das Verhalten des Pollens bei den einzelnen Familien ziemlich einheitlich. Eine ausgesprochene Parallele zwischen Geschütztsein durch Hängen und Empfindlichkeit liegt nicht vor. Zwar platzt der Pollen bei den Scopalia-Arten, welche alle hängende Blüten mit gut geschützten Antheren besitzen, sehr rasch aber es gibt auch hängende Solanaceen (Atropa, Nicotiana) mit weniger empfindlichem Pollen. Gerade bei Nicotiana, wo aufrechtstehende, ungeschützte und hängende, geschützte Arten vorkommen, zeigte sich eine auffallende Ähnlichkeit in dem Verhalten des Pollens gegen Benetzung. Weil die Nicotiana-Arten in Blütenzahl, Blütendauer usw. übereinstimmende Verhältnisse zeigen, kann man das Hängen nicht als Schutzeinrichtung betrachten, außerdem gibt es Solanum-Arten mit ungeschützten Blüten (S. dulcamara), bei welchen der Pollen sehr empfindlich ist. Überdies wächst letztere meist an Gräben, unter Hecken, wo die Luft dauernd verhältnismäßig feucht ist, wo man also eine große Empfindlichkeit nicht erwarten würde.

Scrophulariaceae. Das Verhalten des Pollens gegen Wasser ist bei den Scrophulariaceen ein sehr einheitliches. Der Pollen reagiert ähnlich wie bei den Solanaceen sehr rasch auf Wasser entweder durch Platzen oder durch rasches ausgiebiges Keimen. Auch hier sind keineswegs etwa die aufrechten ungeschützten Veronica-Arten widerstandsfähiger als die hängenden gut geschützten Digitalis-Arten. Bei Veronica ist die Empfindlichkeit des Pollens abhängig von der Feuchtigkeit des Standortes. Wenn Lidforss sagt: „Recht deutlich ausgesprochen

ist die Parallele zwischen Schutz und Empfindlichkeit bei den Scrophulariaceen und als Beleg die Widerstandsfähigkeit der Pollenkörner bei Verocina-Arten anführt, so stimmt das nur bei Arten, die an sehr feuchten Standorten wachsen. Arten von sehr trockenen Standorten haben viel empfindlicheren Pollen. Von Veronica spuria, pinnata, austriaca z. B. platzt der Pollen fast momentan nach der Berührung mit Wasser, obwohl die Antheren völlig ungeschützt sind.

Boraginaceae. Der Pollen der hängenden Symphytum- und Onosma-Arten ist sehr gut vor Benetzung geschützt, nichts desto weniger sehr unempfindlich. Er behält seine Keimfähigkeit im Wasser bis 3 Tage. Auch sonst ist bei den einzelnen Familien der Boraginaceen das Verhalten des Pollens gleichmäßig, ohne daß eine solche Gleichmäßigkeit für die ganze Gruppe bestünde. Durch Hängen geschützte und aufrechte ungeschützte Arten von Lithospermum verhielten sich gleich: der Pollen keimte ziemlich rasch und ausgiebig, wobei auch ein kleiner Teil platzte, Jedenfalls berechtigt nichts zur Annahme, daß hängende geschützte Arten empfindlicher seien als aufrechtstehende ungeschützte.

Gesneraceen. Die Gesneraceen standen in den Gewächshäusern meist in ziemlich feuchter Luft. Der Pollen keimte durchwegs sehr schön, mochten die Blüten aufrecht stehen (Saintpaulia ionantha) oder senkrecht abwärts hängen (Tydaea hybrida) oder wagrecht abstehen (Chirita Horsfieldi). Ebenso verhielten sich die im Freiland kultivierten Ramondia nataliae, aufrecht, ungeschützt, und Haberlea Rhodopensis, wagrecht abstehend, geschützt.

Acanthaceae. Der Pollen der Acanthaceen ist gegen Benetzung sehr empfindlich und platzt rasch, mögen die Blüten aufrecht stehen (Jacobaea suberecta) und ungeschützte Antheren besitzen oder durch Hängen resp. durch die dachförmige Oberlippe die Antheren in geschützter Lage sich befinden.

Campanulaceae. Der Pollen der Campanulaceen ist gegen Benetzung ziemlich empfindlich, was sich in raschem Keimen, verbunden mit teilweisem Platzen, kundgibt. Unterschiedslos platzt bei aufrechtstehenden sowohl wie bei hängenden Arten ein größerer oder geringerer Teil des Pollens. Bei anderen hinwieder keimt der größte Teil des Pollens schön (C. tomentosa, glomerata). Von einer Parallele zwischen Geschütztsein durch Hängen und Empfindlichkeit kann keine Rede sein. C. pulla hängend und C. glomerata aufrecht wurde am gleichen Tage unter gleichen Bedingungen auf einem Objektträger kultiviert. Das Keimungsbild war nahezu das gleiche. Überall gegen 20% schöne

Schläuche einzelne geplatzt, die übrigen ohne sichtbare Veränderung. Die Phyteuma-Arten weichen vom allgemeinen Verhalten der Campanulaceen nicht ab. Ebenso haben die durchwegs aufrechtstehenden Edrajanthus-Arten einen ziemlich empfindlichen Pollen.

Primulaceae. Bei Primulaceen kommen Arten mit sehr empfindlichen Pollen vor, und zwar sind es gerade aufrecht stehende, wie P. sinensis, denticulata, floribunda. Auch hängende, wie P. siccimensis. Die übrigen besitzen einen gegen Benetzung größtenteils weniger empfindlichen Pollen, und zwar sowohl hängende (P. officinalis elatior, Cyclamen), wie auch aufrecht stehende (P. acaulis, Aretia). Ein Zusammenhang zwischen Geschütztsein durch Hängen und Empfindlichkeit liegt demnach in keiner Weise vor. Wahrscheinlich können sich ungeschützte Formen mit empfindlichem Pollen in regenreichen Gebieten nicht erhalten. Es spricht dafür, daß die oben genannten aufrecht stehenden Arten mit empfindlichem Pollen (P. sin., dent., florib.) bei uns nicht heimisch sind, wo sie jederzeit von einem Regen überrascht werden können, sondern nur in Kultur erhalten werden. Übrigens kommt auch bei aufrechtstehenden Blüten durchnäßter Pollen nur bei ganz günstigen Zufällen noch für die Bestäubung in Betracht, denn entweder ist er aus den Antheren ausgewaschen und an Plätzen, wo er von Insekten nicht mehr berührt wird oder er ist nach Benetzung in den Antheren zusammengeklebt und stäubt nicht mehr.

Bei Ericaceen bleibt im Wasser der größte Teil des Pollens lebend, obwohl bei einzelnen Arten wie Arctostaphylos, Vacc. ulig. Platzungen vorkommen. Bei den meisten Arten, auch den sehr gut geschützten (Phylodoce coerulea) ist der Pollen sehr widerstandsfähig. Eine Schutzbedürftigkeit liegt demnach nicht vor, zumal es meist perennierende Sträucher sind mit reichlichem Blütenansatz und langer Blütezeit, so daß die Erhaltung schon reichlich gesichert ist.

Saxifragaceae. Die Saxifraga-Arten besitzen einen Pollen, der in Wasser zu 30—70% Schläuche bildet. Bei verschiedenen Arten platzt ein kleiner Teil. Die Ribes-Arten bieten im allgemeinen dasselbe Bild. Ebenso die Heuchera- und Tellima-Arten. Ein Unterschied in der Empfindlichkeit zwischen hängenden und aufrechtstehend Arten liegt nicht vor. Für eine Parallele zwischen Geschütztsein und Empfindlichkeit könnte Ribes inebrians angeführt werden. Da aber auch bei dieser Art ein Teil des Pollens keimt, selbst wenn er in viel Wasser kultiviert wird, so daß die Steigerung der Konzentration durch das Platzen verschiedener Pollenkörner nicht mehr ausschlaggebend ist

ist auch der Unterschied vom Verhalten der übrigen Arten nicht mehr wesentlich.

Polemoniaceae. Die Polemoniaceen haben durchwegs empfindlichen Pollen ohne Rücksicht auf die Stellung der Blüten und etwa vorliegendes Geschütztsein. Von Polemonium schreibt Lidforss:

„Blüten schräg aufrecht. Sie nehmen bei regnerischem Wetter ziemlich schnell eine nickende Stellung ein", aber bis sie durch das Gewicht des Regens in nickende Lage kommen, sind sie regelmäßig durchnäßt, und in solchen durchnäßten Blüten findet man den größten Teil der Pollenkörner geplatzt.

Rosaceae. Die Rosaceen haben größtenteils einen sehr widerstandsfähigen Pollen, der zu 50—80% im Wasser schöne Schläuche bildet. Die Antheren sind zum größten Teil den Einflüssen der Witterung ausgesetzt. Sehr gut geschützt durch Hängen sind nur einige Geum-Arten (G. rivale, triflora). Diese haben Pollen, der momentan im Wasser platzt, ohne zu keimen. Hier wäre die Parallele zwischen Geschütztsein durch Hängen und Empfindlichkeit ganz auffällig, wenn nicht alle anderen Geum-Arten, die ungeschützt aufrecht stehen (G. Heldreichi, Kolbianum, montanum) gleich empfindlichen Pollen hätten, wie auch die ungeschützten nahe verwandten Waldsteinia-Arten. Bei Geum ist es ganz auffällig, daß es sich bei der Pollenempfindlichkeit nicht um ein Anpassungsmerkmal handeln kann, sondern um ein Merkmal, das unabhängig von Stellungsverhältnissen der Blüten entstanden sein muß und somit eine Eigentümlichkeit einzelner Familien ist.

Loasaceae. Von den beiden untersuchten Loasa-Arten war der Pollen unempfindlich trotz des guten Schutzes bei L. vulcanica. Ob L. bryoniaefolia empfindlicheren Pollen hat (Lidforss 1899, p. 285) konnte ich nicht prüfen. Jedenfalls begründet auch die Empfindlichkeit keine Parallele zwischen Schutz und Empfindlichkeit.

Die Linaceen, welche alle aufrechtstehende Blüten mit ungeschützten Antheren besitzen, haben durchweg sehr empfindlichen Pollen.

Oxalidaceae. Die Oxalidaceen mit mehr oder minder ungeschützten Antheren haben durchweg sehr empfindlichen Pollen. Schattiger feuchter Standort war ohne Einfluß auf die Empfindlichkeit.

Malvaceae. Die Malvaceen haben durchweg empfindlichen Pollen. Dafür haben sie eine lange Blütezeit und sind größtenteils perennierende Stauden. Auch ihr Standort (hinter Mauern und Hecken) schützt sie bei uns einigermaßen vor Regen, so daß ihre Erhaltung trotz der Empfindlichkeit des Pollens möglich ist.

Von Althaea rosea z. B. fruchteten Regenblüten nicht. An den langen Stengeln konnte man später die Regenperioden gleichsam ablesen: die Blüten in

Regentagen waren abgefallen, die in regenfreien Perioden hatten Frucht angesetzt. Ebenso verhielt sich Malva silvestris u. a.

Die Gentianaceen, welche alle ungeschützte Antheren besitzen, haben Pollen, der bis zu 80% im Wasser schön und rasch keimt. Ein kleiner Teil platzt zuweilen.

Die Caryophyllaceen besitzen durchweg einen sehr empfindlichen Pollen der im Wasser rasch platzt ohne zu keimen. Die Antheren sind durchweg ungeschützt auch bei mehr oder weniger hängenden Arten. Daß der Pollen unbeschädigt bleibt, wenn er erst nach einiger Zeit platzt (Lidforss 1899 p. 276) ist nicht wahrscheinlich. Eine gewisse Abhängigkeit von der Lufttrockenheit ist unverkennbar. Sie begünstigt das Platzen.

Die Fumariaceen führen durchweg empfindlichen Pollen. Der Schutz der Staubgefäße ist gering. Die Pflanzen können sich trotzdem auch in regenreichen Gebieten erhalten, weil die Blüten zum Teil in dichten Trauben stehen, so daß die inneren Blüten vor Benetzung geschützt sind. Zudem sind die Corydalis-Arten mit kurzer (höchstens 4 Wochen) währender Blütezeit ausdauernde Gewächse, während die einjährigen Fumaria-Arten viele Monate (meist vom Mai bis tief in den Herbst) hindurch blühen.

Von Corydalis [nobilis] sind die Blüten, die in dichter Traube hängen nach Lidforss „bekanntlich sehr gut geschützt". Nach einem Regenwetter fand ich aber die am Rande der Traube stehenden Blüten innen und außen vollständig durchnäßt. Die Untersuchung ergab, daß der größte Teil der so benetzten Pollenkörner inhaltsleer waren. Mehrere hatten wohl in der durch Platzen der meisten Körner konzentrierten Lösung gänzlich unregelmäßige, verkrüppelte Schläuche gebildet, so daß benetzter Pollen eine Befruchtung wohl nicht mehr herbeiführen kann. Die Randblüten, deren Blütezeit in Regen fiel, fruchteten nicht, während im Innern der Traube stehende Blüten normal Frucht ansetzten. Bei schönem Wetter fruchteten auch die Außenblüten.

Geraniaceae. Die Geraniaceen haben durchweg einen gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollen. Wenn Lidforss sagt: „G. silvaticum nimmt bei Regenwetter schnell eine nickende Lage ein, so daß die Sexualorgane nur ausnahmsweise benetzt werden", so konnte ich das weder an G. silvaticum noch an anderen Geraniaceen beobachten. Die Blüten standen auch bei Regen aufrecht und wurden durchnäßt, so daß der Pollen verdarb. Nach schwerem Regen waren dann die Blüten mechanisch etwas geneigt. Das ist aber ohne Belang für Pollenschutz. Die Geraniaceen können sich trotz der Empfindlichkeit des Pollens bei uns erhalten, weil die kurzblühenden Arten perennierende Gewächse sind und bei einjährigen Arten die Blütezeit sich über mehrere

Monate oft bis tief in den Herbst hinein erstreckt, so daß die Empfindlichkeit durch lange Blütezeit kompensiert wird.

Schlußfolgerungen.

Wenn wir die einzelnen Resultate überblicken, so lassen sich die Pollen in fünf Gruppen ordnen, welche den Grad der Empfindlichkeit bezeichnen.

1. Der höchste Grad von Unempfindlichkeit ist vorhanden, wenn der Pollen im Wasser lebend bleibt, ohne zu platzen und ohne zu keimen (einige Wasserpflanzen, z. B. Zostera).

2. Grad. Der Pollen keimt im Wasser, jedoch sehr langsam (Ericaceen, Boraginaceen).

3. Grad. Der Pollen keimt im Wasser rasch, sporadisch kommen Platzungen vor (z. B. Ranunculaceen).

4. Grad. Der Pollen platzt großenteils, ein größerer Teil bildet rasch wachsende Schläuche (Liliaceen, Campanulaceen, Rosaceen).

5. Grad. Der Pollen platzt fast ausnahmslos, nur selten kommt es im Wasser noch zur Schlauchbildung (Linaceen, Caryophyllaceen, Acanthaceen, Geraniaceen, Polemoniaceen, Gramineen).

Um alle Familien einer bestimmten Kategorie einreihen zu können, dazu sind die Versuche nicht zahlreich genug. Es würde überdies nur eine mehr oder minder willkürliche Zusammenstellung ergeben, weil innerhalb einzelner Familien oft starke individuelle Verschiedenheiten vorkommen, wie z. B. bei den Rosaceen, wo die Potentilla-Arten meist Pollen besitzen, der rasch und schön keimt, während er von Geum-Arten ausnahmslos platzt, oder bei Ranunculaceen, wo der Pollen der Helleborus-Arten sehr empfindlich ist, während bei Ranunculus und Trollius der Pollen zum Teil schön keimt und nur wenig platzt.

Vielfach keimt der Pollen erst, nachdem durch die platzenden Pollenkörner eine höhere Konzentration der Kulturflüssigkeit hergestellt ist. Jedoch keimte hier immer auch ein Teil des Pollens, wenn durch Kultur in viel Wasser durch die platzenden Körner die Konzentration nicht merklich gesteigert werden konnte. Das Optimum des Keimens fordert jedoch eine bestimmte Konzentration der Kulturflüssigkeit. Die Empfindlichkeit des Pollens ist vielfach auch abhängig von der während der Entwicklung der Blüten herrschenden Witterung und dem damit zusammenhängenden Feuchtigkeitsgehalt der Luft (vgl. Lidforss 1899), ebenso von dem trockenen oder feuchten Standorte der Pflanzen. Es nimmt bei Trockenheit die Zahl der platzenden Pollenkörner zu, bei

Feuchtigkeit steigert sich die Zahl der keimenden. Die Abhängigkeit ist jedoch nicht so groß, daß sie den allgemeinen Charakter der Empfindlichkeit wesentlich ändern könnte, und trifft nicht allgemein zu. Aus dieser Abhängigkeit der Pollenempfindlichkeit von der herrschenden Luftfeuchtigkeit könnte der Schluß gezogen werden, daß bei Xerophyten durchwegs empfindlicher Pollen vorkommen müsse, bei Hygrophyten dagegen ein gegen Feuchtigkeit sehr widerstandsfähiger und daß die verschiedene Empfindlichkeit eine Anpassung an die Luftfeuchtigkeit sei. Unmöglich ist das nicht und bei ausgesprochenen Xerophyten wie Wüstenpflanzen sogar das wahrscheinlichste. Aber auch hier ist die Empfindlichkeit nicht eine im Kampf um die Eizelle erworbene spezifische Eigenschaft der Pollenkörner, sondern hängt zusammen mit dem oft ganz enorm hohen osmotischen Druck auch in den übrigen Pflanzenzellen überhaupt. Allgemein könnte hier nur der osmotische Druck als Anpassungsmerkmal betrachtet werden, dessen notwendige Folge eine höhere Empfindlichkeit des Pollens ist.

Bei Hygrophyten trifft eine analoge Schlußfolgerung überhaupt nicht zu, weil vielfach auch Sumpfpflanzen (Glyceria fluitans, Iris pseudacorus) einen gegen Benetzung empfindlichen Pollen haben. Zu dem gleichen Resultat ist auch Pfundt gekommen, der gezeigt hat, daß mit wenigen Ausnahmen auch bei Sumpfpflanzen, die Lebensdauer des Pollens durch Aufbewahrung in feuchter Luft abgekürzt wird, wie bei anderen Pflanzen, daß er dagegen bei Aufbewahrung in trockener Luft die Keimfähigkeit viel länger bewahrt.

Es besteht auch ein gewisser Zusammenhang zwischen der Größe der Pollenkörner und dem Platzen derselben. Wenigstens machen viele Pflanzenfamilien einen solchen Zusammenhang wahrscheinlch, z. B. Caryophyllaceen, Oxalidaceen, Malvaceen, Linaceen, Geraniaceen, Polemoniaceen, Iridaceen, viele Liliaceen haben durchweg verhältnismäßig große Pollenkörner, die im Wasser mehr oder minder rasch platzen. Die Boraginaceen, Ericaceen, Ranunculaceen haben dagegen ziemlich kleine Pollenkörner, die auch weniger empfindlich sind. Der Zusammenhang trifft jedoch nicht allgemein zu.

Der Fall, daß durch Hängen geschützte Blüten spezifisch empfindlicheren Pollen hätten, als aufrechtstehende ungeschützte Arten der gleichen Gattung, wurde nirgends vorgefunden. Das Hängen kann darum auch nicht als Schutzeinrichtung für den Pollen gedeutet werden. Überdies wird durch Hängen ein solcher Schutz vor Regen vielfach gar nicht erreicht (z. B. bei Allium, Polygonatum). Auch manche andere als Schutzeinrichtungen für den Pollen gedeutete morphologische

Verhältnisse erfüllen den ihnen beigelegten Zweck nicht (Corydalis, Iris, Trollius). Außerdem ist auch hier die Parallele zwischen Geschütztsein und Empfindlichkeit nicht vorhanden. Man darf darum solche Einrichtungen nicht als „Schutzeinrichtungen“ deuten, welche die Pflanzen etwa im Kampf ums Dasein durch natürliche Auslese erworben hätten.

Pollen, der auf der Narbe bereits gekeimt hat, und dessen Schläuche ein Stück in den Griffel eingedrungen waren, wurden durch Benetzung nicht mehr geschädigt.

Treffen größere Empfindlichkeit des Pollens mit geschützter Lage der Antheren zufällig zusammen, so kann das von Bedeutung sein für die geographische Verbreitung einer Pflanzenart. Die Pflanze nützt dann die anderweitig entstandenen günstigen Verhältnisse unabsichtlich aus. So ist es wohl möglich, daß sich in regenreichen Gebieten eine größere Anzahl von Pflanzen mit durch Nicken geschützten Blüten und empfindlichen Pollenkörnern nebeneinander finden.

Vielfach ist die Erhaltung einer Pflanzenart in für den empfindlichen Pollen wenig günstigen Klimaten ermöglicht durch andere biologische und morphologische Eigentümlichkeiten wie Überproduktion von Pollen, zahlreiche Blüten, lange Blütezeit, vegetative Vermehrung, Mehrjährigkeit der Gewächse.

Im allgemeinen zeigten nahe verwandte Pollenarten ein sehr gleichmäßiges Verhalten bei der Kultur im Wasser. Häufig ist das Verhalten selbst innerhalb großer Familien sehr ähnlich, wenn auch individuelle Abweichungen vorkommen (z. B. Acanthaceen, Gramineen, Gruinales). Die mehr oder minder große Empfindlichkeit ist darum mit großer Wahrscheinlichkeit eine spezifische Eigenschaft der betreffenden Pflanzengruppe. Ähnliches fand auch Pfundt (1900, p. 21) in bezug auf die Lebensdauer des Pollens. Er schreibt „je näher die untersuchten Arten verwandt sind, um so mehr gleichen sie sich in der Lebensdauer des Pollens; in der Tat besitzt innerhalb der Gattungen Pinus, Ranunculus und Sedum der Blütenstaub der einzelnen Arten annähernd die gleiche Lebensdauer“.

Daß die Empfindlichkeit des Pollens nicht eine spezifische Eigenschaft des Pollens selbst, sondern eine Eigenschaft der betreffenden Pflanze ist, dafür spricht auch die Tatsache, daß das Platzen der Pollenkörner im Zusammenhang steht mit den in anderen Pflanzenteilen herrschenden Turgorverhältnissen. Es wurden in dieser Beziehung zwar nur wenige Versuche gemacht, aber sie wiesen darauf hin, daß das Platzen der Pollenkörner aufhört, wenn die Kulturflüssigkeit einen

Konzentrationsgrad erreicht hat, bei welchen in anderen Pflanzenteilen zuerst Plasmolyse eintritt. Andererseits ist in Pflanzen mit sehr hohem osmotischem Druck in den Zellen ein sehr empfindlicher Pollen vorhanden.

Bei Primula malacoides z. B., welche aufrecht stehend wenig empfindlichen Pollen hatte, trat in Krone und Laubblatt noch bei sehr geringer Konzentration der umgebenden Flüssigkeit Plasmolyse ein (bei ein Siebentel normal, KNO_3-Lösung). Bei Primula sinensis mit empfindlichem Pollen, der im Wasser rasch platzte, hörte in Krone und Laubblatt die Plasmolyse bei ein Fünftel normal KNO_3-Lösung allmählich auf und es begannen bei demselben osmotischen Druck die Pollenkörner zu platzen. Die Primula sinensis mit empfindlichen Pollen zeigte demnach auch in den übrigen Pflanzenzellen einen viel höheren osmotischen Druck als Primula malacoides mit wenig empfindlichem Pollen.

Bei der Crassulacee Bryophyllum crenatum mit hängenden Blüten besitzen die sehr gut geschützten Antheren einen Pollen, der fast ausnahmslos im Wasser lange Schläuche bildet. Ein Platzen konnte nie beobachtet werden. Die Plasmolyse trat bei ein Fünftel Normallösung in Kron- und Kelchblättern noch deutlich ein, bei Laubblättern war sie nur schwer noch zu konstatieren. Ein Platzen der Pollenkörner erfolgte in keiner Lösung. Wurde die Plasmolyse in Kron- und Kelchblättern durch reichlichen Zusatz von destilliertem Wasser rückgängig gemacht, so dauerte es immer mehrere Minuten, bis die Plasmaschläuche wieder die ganze Zelle ausfüllten. Das Wasser ging demnach nur langsam durch die verschiedenen Membranen hindurch. Ein Platzen des Plasmaschlauches beim Rückgängigmachen der Plasmolyse konnte nie beobachtet werden. Die Zellen ertrugen sogar wiederholte Plasmolyse. Einer großen Widerstandsfähigkeit des Pollens entspricht darum hier auch eine große Widerstandsfähigkeit der übrigen Pflanzenzellen.

Bei Iris histrioides mit sehr empfindlichen momentan platzenden Pollen hörte die Plasmolyse in Kron- und Laubblättern schon bei ein Drittel Normallösung auf. Der Turgordruck in den Zellen ist demnach ein verhältnismäßig hoher. Bei Zusatz von Wasser ging die Plasmolyse sehr rasch zurück. Dabei platzten auch einzelne Plasmaschläuche und diese Zellen zeigten bei erneuter Erhöhung der Konzentration keine Plasmolyse mehr. Zellen mehr im Innern des Gewebes, welche mit der Lösung weniger unmittelbar in Berührung standen und deshalb langsamer reagierten, waren auch weniger durch einen Wechsel gefährdet. Großer Pollenempfindlichkeit entspricht darum hier auch große Empfindlichkeit der übrigen Plasmazellen.

Bei Jasminium nudiflorum mit sehr empfindlichen rasch platzenden Pollenkörnern trat bei ein Drittel Normallösung nur ganz schwach noch Plasmolyse ein. Wurde bei plasmolysierten Kronblättern Wasser zugesetzt, so fullten die Zellschläuche fast momentan wieder die ganze Zelle aus. Dabei platzten häufig die Plasmaschläuche. Wurden stark plasmolysierte Kronblätter in Stücke geschnitten, so daß an der Schnittfläche Zellen sich befanden, die zwar geöffnet waren, deren Plasmaschlauch aber unverletzt war, so platzten die Plasmaschläuche bei Wasserzusatz und ergossen ihren Inhalt in die umgebende Flüssigkeit, ganz ähnlich wie platzende Pollenkörner. Ich schließe daraus, daß die Pollenkörner ihre Empfindlichkeit mit den ubrigen Pflanzenzellen teilen. Wahrscheinlich hängen mit Verschiedenheiten in den osmotischen Verhältnissen der Pflanze auch die individuellen Variationen in der Pollenempfindlichkeit nahestehender Arten in einer Familie zusammen. Damit sind allen öko-

logischen Spekulationen, die nur die Empfindlichkeit der Pollenkörner getrennt von den Verhältnissen der ganzen Pflanze berücksichtigen, der Boden entzogen.

Sind die Nektarien schutzbedürftig?

Die Empfindlichkeit des Pollens steht in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit der durch Hängen geschützten Lage der Antheren. Sprengel, der Begründer der sogenannten Blütenbiologie, hat in seinem Werke: „Das entdeckte Geheimnis der Natur“ die Antheren auch nicht für die schutzbedürftigen Organe betrachtet, sondern vielmehr jene Organe, welche zum Anlocken der die Fremdbestäubung vermittelnden Insekten dienen, namentlich den Nektar. Er ist es ja in erster Linie, welcher die Insekten dauernd an die Blüten fesselt, wenngleich auch der Pollen den Insekten als Nahrung dient und so zum Besuch einlädt. Die bunten Farben der Blüten haben nur sekundäre Bedeutung: als Schauapparate und Saftmale sollen sie den Insekten den Weg zum Saftbehälter zeigen. Sie sind nutzlos, wenn kein Nektar vorhanden. Nach Sprengel gehen darum alle Schutzeinrichtungen darauf hinaus, den Nektar vor Verwässerung durch Regen zu bewahren, damit er seine Anziehungskraft auf die Insekten behält. Diesem Zwecke soll auch das Hängen vieler Blüten dienen.

Weiterhin soll bei Hängeblüten gerade diese Stellung die günstigste sein für die sichere Vermittlung der Bestäubung durch die Insekten. Das Hängen der Blüte ist nach diesen Anschauungen eine Anpassung an die Insekten.

Es fragt sich nun, ob das Hängen für die betreffenden Blüten in dieser Hinsicht einen Vorteil bietet, dessen sie bei aufrechter Stellung verlustig gehen, insbesondere ob sie bei aufrechter Stellung infolge der Verwässerung des Nektars von den Insekten gemieden werden und ob die Vermittlung der Bestäubung dadurch Schaden leidet.

Um das zu prüfen, wurden Hängeblüten in künstlich aufrechte Stellung gebracht und das Verhalten der besuchenden Insekten beobachtet. Natürlich konnte nur eine geringe Anzahl von Arten in dieser Weise geprüft werden. Es wurden zu den Versuchen ausgewählt von den Ranunculaceen: Clematis integrifolia, von den Solanaceen: Atropa Belladonna, von den Scrophulariaceen: Digitalis purpurea, von den Campanulaceen: C. Wilsonii, rotundifolia u. a., von den Liliaceen: Muscari Heldreichi. Die Beobachtungen sollen hier der Reihe nach geschildert werden.

Clematis integrifolia.

Die Blütenknospe steht anfangs aufrecht, neigt sich dann geotropisch, bis sie beim Aufblühen eine senkrecht nach abwärts hängende Stellung einnimmt. Am Grunde der Staubfäden wird Nektar ausgeschieden. Die Blüte ist etwas proterogyn und wurde vielfach von Apis mellifica und Bombus terestris besucht. Nach eingetretener Bestäubung richtet sich der Blütenstiel auf. Von Anfang an war es auffällig, daß die Hummeln wie die Bienen nur die hängenden Blüten besuchten und nur äußerst selten an eine postfloral aufrecht stehende gingen. Ich dachte die Ursache sei die schmutzig violette Farbe dieser älteren Blüten gegenüber dem schönen Dunkelviolett der jüngeren hängenden Blüten. Durch Verkosten fand ich aber, daß die aufrechten Blüten bereits nektarleer waren. Sie wurden also gemieden, weil die Insekten dort keinen Nektar mehr fanden. Mit Hilfe von Drähten wurden etwa 50 hängende junge Blüten in aufrechte Stellung gebracht. Eine Benetzung der Antheren oder eine Verwässerung des Nektars durch Regen war wegen der starken Behaarung der Staubfäden nicht gut möglich. Das Wasser blieb in Tropfen stehen und fiel bei leichter Erschütterung der Blüten ab. Von Hummeln und Bienen wurden diese aufrecht gestellten Blüten immer übergangen, obwohl sie doch viel auffälliger sein mußten, weil sie etwa 15 cm über die hängenden emporragten und die viel satter violette Oberseite dem Blicke der Insekten darboten. Die Erklärung für dieses Verhalten geben die postfloral aufrecht stehenden Blüten. Die besuchenden Insekten unterschieden die jungen, honigenden Blüten von den älteren, nicht mehr honigenden weder durch die verschiedene Farbe noch etwa vorhandenen Duft, sondern allein durch die verschiedene Stellung der Blüten. Es konnte aber auch der Umstand von Bedeutung sein, daß die aufrecht gestellten Blüten über die hängenden hervorragten. Ein Teil der aufrecht gestellten Blüten wurde jetzt niedergebunden in gleiche Höhe mit den hängenden. Aber auch in dieser Stellung wurden sie von den Besuchern übergangen. Offenbar hatten Hummeln und Bienen das Vorhandensein von Nektar mit dem Hängen der Blüten durch ihre früher an diesen Blüten gemachten Erfahrungen so fest assoziiert, daß sie davon nicht abgingen. In hängende Stellung gebrachte ältere honigleere Blüten erhielten dann und wann einen kurzen Besuch. Diese Beobachtungen wurden an einem heißen Julinachmittag gemacht.

Anders war das Verhalten von Hummeln und Bienen bei Beobachtungen am frühen Morgen. Hier erhielten auch aufrecht stehende Blüten verhältnismäßig häufig Besuch. Eine neuankommende Hummel flog wohl zufällig an eine aufrecht gestellte Blüte und besuchte der Reihe nach neun solcher Blüten und flog dann fort. Nach längerer Flugzeit wurden aufrecht stehende Blüten wieder regelmäßig übergangen. Die Fremdbestäubung erfolgte bei aufrecht gestellten Blüten gleich sicher wie bei hängenden.

Aus diesen Beobachtungen folgt:

1. Die Bestäubung durch Insektenbesuch wäre bei natürlich aufrechter Stellung der Blüten von Cl. integrifolia ebenso gesichert, wie bei der tatsächlich hängenden Stellung, weil dann die aufrecht stehenden jungen Blüten Nektar führen und die Insekten aufrecht stehen und Honig assoziieren können. Ein Bestäubungsvorteil durch Hängen liegt demnach nicht vor.

2. Die Bienen und Hummeln meiden nach längerem Befliegen einer Blumenart gerade die in der auffälligsten Stellung und suchen mehr die verborgenen im Laube versteckten auf, wohl weil sie durch Erfahrung gelernt haben, daß die auffälligeren Blüten bereits durch frühere Besucher ausgebeutet worden sind. In dieser Beziehung übertreffen die Bienen bei weitem die Hummeln. Damit erklärt sich ungezwungen die oben angeführte Beobachtung, daß aufrecht gestellte Blüten übergangen werden.

Atropa Belladonna.

Die Blüten haben eine schräg abwärts hängende Lage und honigen reichlich. Sie wurden auch vielfach von Bienen und Hummeln besucht. Etwa 40 Blüten wurden mit Hilfe von Insektennadeln in aufrechter Stellung fixiert und das Verhalten der besuchenden Insekten beobachtet.

1. Eine bei Beginn der Beobachtung Nektar sammelnde Biene beflog noch sieben hängende und fünf aufrecht gestellte Blüten, dann flog sie fort.

2. Eine zweite besuchte zwei aufrecht stehende und drei hängende und flog dann fort.

3. Eine dritte beflog vier aufrecht stehende und sechs hängende und flog dann fort.

4. Eine vierte beflog acht aufrecht stehende und 14 hängende, setzte sich dann, über und über mit Blütenstaub bedeckt, an ein Laubblatt, hing sich mit den Vorderfüßen fest und bürstete mit dem Putzapparat der Hinterfüße den Pollen ab und ließ ihn auf den Boden fallen. Manchmal kam es vor, daß Bienen bei aufrecht gestellten Blüten von unten anflogen, namentlich wenn sie vorher eine hängende besucht hatten. Aber es dauerte nur einen Moment, bis sie den Blüteneingang fanden. Meistens flogen sie aber auch bei aufrecht stehenden Blüten direkt in die Öffnung der Krone hinein. Es erklärt sich dieses von Clematis abweichende Verhalten aus der Stellung der Blüten an der ganzen Pflanze. Bei Atropa mußten die Insekten jede einzelne der wenig regelmäßig, verstreut angeordneten Blüten aufsuchen und bei jeder einzelnen gleichsam neu anfliegen.

Aus diesen Beobachtungen folgt:

1. Die Bienen besuchen bei Atropa unterschiedslos hängende und künstlich aufrecht gestellte Blüten, auch halten sie in den Besuchen keine bestimmte Reihenfolge ein. Daß hängende Blüten häufiger besucht wurden erklärt sich aus der weit größeren Zahl der hängenden als der aufrecht gestellten Blüten. Auch die aufrecht stehenden Blüten führten noch Nektar.

2. Die Fremdbestäubung erfolgte in beiden Stellungen mit der gleichen Sicherheit. Alle aufrecht gestellten Blüten fruchteten. Das Hängen bietet demnach auch hier keinen nennenswerten Vorteil gegenüber der aufrechten Stellung.

Die Hummeln verhielten sich im allgemeinen ebenso. Die Besucherzahlen wurden nicht notiert.

Digitalis purpurea.

Die Blüten von D. purpurea sind nach H. Müller spezifisch an die Hummeln angepaßt. Tatsächlich wurden sie auch ausschließlich von Hummeln besucht, abgesehen von Fliegen, Ameisen, Erdflöhen, die ich wiederholt in Blüten fand. Letztere dürften aber die Bestäubungsvermittler ausschalten. Nur ein einziges Mal beobachtete ich auch eine Biene. Aber da sie den Nektar in der Blüte nicht erreichen konnte, flog sie nach kurzem Bemühen wieder fort. Mit Antheren und Narbe war sie dabei nicht in Berührung gekommen. Dagegen beobachtete ich an einem heißen Nachmittag mehr als 20 Bienen damit beschäftigt, aus den Kelchen, bei welchen die Blumenkronen eben abgefallen waren, den Nektar zu sammeln, der beim Abfallen der Blüte hier noch vorhanden war. Sie flogen dabei an die unteren noch vorhandenen Blüten an, krochen dann, ohne einen Versuch zu machen in die Blüte selbst zu gelangen, zwischen den Blüten durch, auf die noch Nektar führenden Kelche und beuteten diese aus. Die Bienen waren wohl auf folgende Weise zu diesem sonderbaren Verhalten gekommen: Da sie den Nektar im Innern der Blüte nicht erreichen konnten, suchten sie ihm von außen beizukommen und entdeckten dabei zufällig hinter den unteren Blüten den Nektar in den Kelchen. Allmählich wurde dann der Umweg über die Blüten ausgeschaltet, bis sie selbst geraden Weges die Kelche aufsuchten.

Wie verhalten sich die Hummeln, wenn die Digitalisblüten eine künstliche aufrechte Stellung einnehmen?

Wiederholt flogen die Hummeln, namentlich wenn sie gerade von hängenden Blüten herkamen, auf Blütenstände zu, deren Blüten sämtliche aufrecht gebunden waren. Sie suchten dabei, wie sie es von früher her gewöhnt waren, von unten her den Blüteneingang, stießen dabei im Eifer oft sogar an den Blütenbauch und flogen dann in der Mehrzahl der Fälle enttäuscht davon. Wiederholt wurde beobachtet, wie namentlich neu ankommende Hummeln, aber auch solche, die von hängenden Blüten herkamen, an Blütentrauben mit aufrecht gestellten Blüten anflogen, sich setzten und nach dem Blüteneingang suchten. Hatten sie den Eingang einmal gefunden, dann beuteten sie regelmäßig alle aufrecht gestellten Blüten der ganzen Infloreszenz in gleicher Weise aus. Sie kamen dabei mit Antheren und Narben ebenso in Berührung wie bei normalen hängenden Blüten. Tatsächlich setzten von etwa 400 aufrecht gestellten Blüten nur zwei keine Frucht an. Vielleicht wäre bei diesen zwei Blüten, wenn sie nicht aufrecht gestellt worden wären, beim Abfallen der Blüten Selbstbestäubung eingetreten, nämlich dadurch, daß beim Abfallen der Krone die Antheren die Narbe streifen. Es ist das aber wenig wahrscheinlich, weil beim Abfallen der Blüten die Antheren nur ganz selten noch Pollenkörner enthalten und nach Darwin Digitalis selbststeril ist.

Ähnliche Beobachtungen wurden an Digitalis ferruginea gemacht. Die Blüten sind hier viel kleiner als bei D. purpurea und der Nektar ist auch für Bienen erreichbar. Die Blüten wurden darum außer von Hummeln auch sehr zahlreich von Bienen besucht. Da bei dieser Art die Blütenstiele nicht so lose hängen, wie bei D. purpurea, sondern die Blüten in einer festeren, wenig veränderlichen Lage festhalten, konnten durch Abwärtsbiegen ganzer Infloreszenzen eine größere Zahl von

sonst mehr oder weniger hängenden Blüten in aufrechte Lage gebracht werden. Gegenüber diesen aufrecht gestellten Blüten verhielten sich die Bienen ebenso wie die Hummeln bei aufrecht gestellten Blüten von D. purpurea. Bienen, die von hängenden Blüten herkamen, suchten in der Regel auch bei aufrecht gestellten Blüten den Eingang von unten. In der Mehrzahl der Fälle umflogen sie die Blüten in der ungewohnten Stellung einige Zeit und flogen dann enttäuscht davon. Andere setzten sich und krabbelten herum, bis sie den Eingang fanden, dann ging aber die Ausbeutung der übrigen aufrecht gestellten Blüten in der Regel sehr rasch von statten. Manchmal jedoch hatte es den Anschein, als ob ihnen nach 3—4 Blütenbesuchen das Ungewohnte der Lage wieder zum Bewußtsein komme, sie hielten unschlüssig inne und flogen dann fort. Bei Bienen, welche von fern kommend, gleich an aufrecht gestellte Blüten anflogen, habe ich letzteres Verhalten nie beobachtet. Sie beuteten eine größere Anzahl Blüten aus und flogen dann weg. Flogen sie von aufrecht gestellten an hängende, dann zeigten sie deutlich, daß ihnen die jetzt normal hängenden Blüten eine ungewohnte Stellung boten. Sie flogen von oben an und mußten den Blüteneingang erst suchen. Gingen sie dabei von einer oberen Blüte zu der nächst unteren, dann mußten sie über die unter der Oberlippe geborgenen Antheren laufen, aber in dieser Stellung konnten sie wegen der Krümmung des unteren Teils der Kronröhre nicht zum Nektar gelangen. Einzelne verließen jetzt die Blüte und flogen ab, andere drehten sich nach längerem vergeblichen Versuchen, den Nektar zu erreichen, in der Blüte, so daß sie auf die Unterlippe zu stehen kamen und beuteten nun den Nektar aus.

Von Interesse war jetzt die Frage, ob die Bienen diese Drehung auch ausführen, wenn sie aufrecht gestellte Blüten in der Reihenfolge von unten nach oben besuchen und dabei zuerst auf die Oberlippe zu stehen kommen. Zu diesem Zwecke wurden Blüten aufgebunden und dabei der Blütenstiel um 180° gedreht, so daß die morphologische Unterseite nach oben zu liegen kam. Nach längerer Beobachtung konnte ich eine Biene sehen, die von unten anflog, den Blüteneingang suchte und nach einigen Versuchen tatsächlich die oben geschilderte Drehung machte. Sie besuchte der Reihe nach neun Blüten und machte dabei die Drehung immer leichter, bis sie zuletzt schon beim Eingang der Blüte auf die jetzt oben liegende Unterlippe kroch und den Nektar ausbeutete. In allen diesen Fällen konnte in gleich sicherer Weise die Bestäubung erfolgen. Aus diesen Beobachtungen folgt:

1. Die Bienen und auch die Hummeln besitzen so viel plastisches Seelenvermögen, daß sie sich auch bei ein und derselben Blütenart neuen Verhältnissen innerhalb kurzer Zeit anpassen können.

2. Die Insekten beuten den Nektar aus, wo sie ihn finden. Saftmal, Stellung der Blüte und ähnliches dient ihnen erst als Wegweiser, nachdem sie diese Verhältnisse mit dem Dasein von Nektar durch individuelle Erfahrung assoziiert haben.

3. Für die Sicherheit der Bestäubungsvermittlung ist bei Digitalis-Arten die Stellung der Blüte ohne Bedeutung.

Um zu erfahren, wie sich die Bienen und Hummeln verhalten, wenn Wasser in der Blüte ist, wurde zum Teil destilliertes Wasser in aufrecht gestellte Digitalisblüten gegossen, zum Teil nach Regenwetter beobachtet.

Nach Regenwetter hielt sich das Wasser nie länger als einige Stunden in den Blüten. Zum größten Teil wurde es durch den bei Regenwetter in der Regel herrschenden Wind aus den Blüten herausgeschüttelt, der Rest verdunstete bei eintretendem Sonnenschein bald, so daß die Bienen und Hummeln regelmäßig trockene

Blüten vorfanden, wenn sie wieder zum Honigsammeln kamen. Bekanntlich setzt ja bei Bienen der Flug nach Regenwetter auch nicht sofort ein und erreicht erst nach ein bis zwei Stunden wieder eine größere Stärke. Wohl ist dann der noch vorhandene Nektar verwässert oder ganz ausgewaschen. Eine Kostprobe überzeugte mich, daß die nach einem Regen in der Blüte von Digitalis vorhandene Flüssigkeit deutlich süß war. Übrigens verschmähen gerade Bienen, wie jeder Imker weiß, auch verdünntes Zuckerwasser nicht und dann findet man nach Regen häufig Bienen in großen Mengen an Blättern oder Pfützen Wasser leckend, um ihr Bedürfnis nach Wasser zu befriedigen. Ein Grund, warum sie verdünnten Nektar verschmähen sollten, liegt darum nicht vor.

Tatsächlich besuchten Bienen und Hummeln nach einem Regen auch wieder aufrecht gestellte Blüten und zwar nicht nur eine einzige, sondern mehrere von einem Blütenstande in der oben geschilderten Weise.

Anders war das Verhalten bei Blüten, die bei sonnigem ruhigen Wetter künstlich mit Wasser gefüllt wurden.

War sehr wenig Wasser in den Blüten, dann krochen Hummeln sowohl wie Bienen in die aufrecht gestellten Blüten hinein, kehrten aber dann sofort um und verließen meist den ganzen Blütenstand. Nur einzelne versuchten es noch ein zweites Mal an einer gleich vorbehandelten Blüte derselben Infloreszenz. War viel Wasser in den Blüten, so flogen die Hnmmeln mit ausgestrecktem Rüssel zuweilen bis unmittelbar an den Blüteneingang, ohne sich zu setzen und flogen dann wieder fort. Meistens gewahrten sie das Wasser schon aus einer Entfernung von 10—20 cm und flogen nicht mehr näher heran.

Andere Insekten (Fliegen, kleine Käfer, Blumenwanzen) fand ich häufig in solchen mit Wasser gefüllten Blüten ertrunken vor.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß der natürliche Regen den Insektenbesuch nicht hindert. Verhältnisse, wie sie künstlich hergestellt wurden, könnten bei natürlich aufrechtstehenden Digitalisblüten höchstens als seltene Ausnahmefälle vorkommen, die aber das Bestehen der Art nicht ernstlich gefährden würden.

Freilich war bei aufrecht gestellten Blüten der Pollen vielfach aus den Antheren herausgewaschen und konnte für die Bestäubung nicht mehr in Frage kommen. Dafür öffneten sich mit dem Eintreten von sonnigem Wetter die Antheren der jüngeren Blüten und boten ihren Pollen zur Vermittlung der Bestäubung.

Der Vorteil, der den Digitalisblüten aus dem Hängen erwächst, ist darum nicht so bedeutend, daß er das Hängen als Schutzeinrichtung rechtfertigen würde.

Campanula.

Bei C. Wilsonii wurden auf einem Beetchen etwa die Hälfte aller Blüten mit Hilfe von Drähten in aufrechte Stellung gebracht, und zwar so, daß aufrecht stehende und hängende regellos gemischt waren. Jeden Morgen wurde ein Teil der eben aufblühenden Knospen in gleiche Stellung gebracht. Die aufrecht gestellten Blüten ragten dabei 2—3 cm über die hängenden hervor, mußten demnach

auch für ein Insektenauge auffälliger sein. Besucher waren hauptsächlich Bombus terrestris, B. lapidarius. Honigbienen wurden selten beobachtet. Eine Arbeiterin von B. lapidarius kam von einem einzelstehenden Stock von Campanula pulla (hgnd.) her, flog am Rand des Wilsoniibeetes an eine hängende Blüte an, besuchte der Reihe nach erst nur hängende (acht Stück). Unter den aufrecht stehenden flog sie dabei durch. Dann flog sie jedenfalls zufällig etwas höher und in eine direkt unter ihr liegende aufrecht gestellte Blüte, von dieser weg aber sogleich wieder in hängende, die sie dann der Reihe nach absuchte, ohne die aufgerichteten weiter zu beachten. Am Rande des Blütenbeetes flog sie fort.

Eine andere von fern kommende Bombus flog direkt an eine aufrecht gestellte Blüte an, besuchte vier weitere Blüten, dann eine der aufrecht gestellten, die eine etwas geneigte Lage hatte, dann wieder an mehrere aufrecht gestellte und flog dann fort. In eine hängende Blüte ging sie nicht. Solche Fälle wurden häufiger beobachtet. Ein Weibchen von B. terrestris besuchte erst eine hängende Blüte. Der kurze Aufenthalt zeigte, daß sie dort keinen Nektar fand, ging dann in aufrecht gestellte und blieb bei ihnen. Eine Arbeiterin von B. lapidarius kam von einer nahen violetten Centaurea her, flog sogleich an eine aufgerichtete Campanulablüte und besuchte sechs Stück, an hängenden flog sie anfangs vorbei. Dann flog sie an eine hängende von der Rückseite, suchte etwas herum und fand den Eingang. Der Reihe nach beutete sie jetzt fünf Hängeblüten aus. Dabei war es ihr anfangs sichtlich schwer den Eingang zu finden. Bei den letzten ging es aber schon ganz normal. Dann flog sie wieder in aufgerichtete, besuchte drei weitere aufgerichtete, sichtlich beunruhigt über die abweichende Stellung und flog dann weg.

Ein Weibchen von B. terrestris flog an eine hängende an. Der nächste Besuch galt einer aufgerichteten, dann mehreren hängenden (vier Stück), dann wieder einer aufgerichteten. Sie ging wahllos in alle Blüten, wie sie der Reihe nach kamen. Dabei drückte sie die hängenden Blüten durch ihre Schwere fast bis auf den Boden hinab. Sie mußte nach dem Verlassen einer jeden hängenden Blüte wieder hoch fliegen und darum übersah sie auch die aufrecht stehenden Blüten nicht. Dann fing ich sie ab. Sie hatte in ihren Haaren auch Centaureapollen, war demnach von Centaurea hergekommen.

Bei aufrechtstehenden Campanula-Arten benützten Bienen und Hummeln meist den Rand der Blütenkrone als Anflugsplatz und streiften Narben und Griffelbürsten mit dem Rücken. Bei mehr oder minder hängenden Arten setzten sie sich bei direktem Anflug häufiger auf den Griffel. Kleinere Apiden flogen bei aufrechten Arten namentlich beim Pollensammeln, direkt am Griffel an, beim Honigsammeln auch am Kronrand und suchten dann die Nektarien am Grunde der Blüte auf. Bei hängenden Arten flogen sie zumeist außen an und erreichten das Innere der Blüte durch Laufen.

Von Campanula pulla und Campanula rotundifolia wurden alle vorhandenen Blüten aufrecht gestellt. Sie erhielten von Hummeln und Bienen regelmäßigen Besuch.

Wurden aufrecht gestellte Blüten mit Wasser gefüllt, so bemerkten das die Hummeln schon aus einer Entfernung von 20—30 cm und sie mieden diese Blüten. Wenn nach einem Regen das Wasser wieder aus den Blüten verschwunden war, erhielten die Blüten auch wieder regelmäßigen Besuch.

Man könnte vielleicht vermuten, daß bei aufrechtstehenden Campanula-Arten durch die verbreiterten Filamente und deren Wimperhaare der Nektarbehälter besser

vor Benetzung geschützt sei als bei hängenden Arten, so daß der Nektar bei aufrechtstehenden Arten wieder unverwässert den Besuchern dargeboten wird, sobald das Wasser durch den Wind oder durch Verdunsten aus der Krone verschwunden ist. Eine bestimmte Regelmäßigkeit konnte ich hier nicht herausfinden. Der Nektar war im allgemeinen überall gleich gut gedeckt, aber bei der aufrechtstehenden C. patula z. B. weniger gut als bei der hängenden C. pulla. Das Hängen wäre in dieser Beziehung für C. patula ein größeres Bedürfnis als für C. pulla.

Aus all dem ergibt sich:

1. Der Insektenbesuch bleibt auch nicht aus, wenn hängende Campanulablüten in aufrechte Stellung gebracht werden.

2. Die Bestäubung wird in beiden Fällen mit der gleichen Sicherheit vermittelt.

3. Nach Regen erhalten aufrecht gestellte Blüten ebenso Besuch wie vor dem Regen, sobald das Wasser verdunstet ist.

An Edrajanthus-Arten, aufrecht stehend, wurde beobachtet, daß Hummeln und Bienen auch natürlich aufrecht stehende Blüten meiden, solange Wasser darinnen ist.

Das Hängen der Campanulablüten steht darum in keinem offensichtlichen Zusammnnhang mit dem Schutze des Nektars oder mit der Sicherung der Bestäubung.

Muscari Heldreichi.

Bei normal aufrecht stehenden Blütenständen von Muscari mit hängenden Blüten flogen die Bienen und Hummeln gewöhnlich so an, daß sie die Infloreszenz von unten nach oben ausbeuteten. Dabei mußten sie die Blüten jedesmal etwas heben, um auf den Grund der Blüte zum Nektar gelangen zu können. Namentlich war das bei Hummeln jedesmal ganz deutlich. Zuweilen aber beuteten sie einen Blütenstand in der umgekehrten Richtung von oben nach unten aus. Dabei war ein solches Heben jeder einzelnen Blüte nicht nötig. Wurden ganze Blütenstände in inverse Lage gebracht, so daß der Blüteneingang nach oben zu liegen kam, so wurden sie häufig von den Besuchern übersehen, weil alle anderen Infloreszenzen in nahezu gleicher Höhe lagen, während die invers aufgebundenen sehr nahe an den Boden zu liegen kamen. Nach längerer Beobachtung jedoch konnte ich auch hier Besuch durch Bienen konstatieren, namentlich am Rande des Beetes. Die Bienen fanden hier ohne weiteres den Blüteneingang. Die Vermittlung der Bestäubung war in gleicher Weise möglich wie in der normalen Lage.

Nach einem Regen waren die Blüten, deren durchweg enge Mündungen nach oben lagen, im Innern nur selten und dann in geringem Grade von Regen durchnäßt. Sie wären darum von Bienen wohl auch weiterhin besucht worden.

Ganz ähnliche Verhältnisse lagen bei Ericaceen vor. Bei Erica carnea, welche bereits im März von einzelnen Bienen beflogen wurde, kamen neben der gewöhnlichen Besuchsordnung, von unten nach oben, auch der Fall ziemlich häufig vor, daß die Bienen die Infloreszenz von oben nach unten ausbeuteten. Bei umgekehrter Stellung der Blüten wäre darum der Insektenbesuch wohl auch nicht unterblieben.

Wegen der komplizierten Verbindung von Wind und Insektenbestäubung wurden bei Erica weitere Versuche nicht angestellt.

Zusammenfassung der Resultate über den Insektenbesuch bei künstlich aufrechtgestellten Hängeblüten.

1. Die Insekten nehmen den Nektar wo sie ihn finden.

2. Sie richten sich bei der Ausbeute nach den vorgefundenen Verhältnissen. Die starke Assoziation zwischen Nektar und zufällig damit verbundenen Blütenverhältnissen ist Hauptursache für die sogenannte Blumenstetigkeit der Bienen. Hummeln sind nicht ausgesprochen blumenstet.

3. Aufrecht gestellte Blüten werden ebenso besucht wie hängende. Von Einfluß auf das Verhalten der Insekten aufrecht gestellten Blüten gegenüber, sind ihre Vorerlebnisse.

4. Die Vermittlung der Bestäubung war bei aufrecht gestellten Blüten in gleicher Weise möglich wie bei hängenden.

5. Nach Regenwetter wurden auch aufrecht gestellte Blüten wieder von Insekten besucht.

6. Das Hängen ist darum nicht eine Anpassung zum Schutze des Nektars oder zur Sicherung der Bestäubungsvermittlung.

Eine finale Erklärung für das Hängen der Blüten bietet darum kein tieferes Verständnis. Wenn das Hängen in manchen Fällen (z. B. Geum) für die Pflanze von Vorteil ist, so hat das den Charakter einer zufälligen Ausnützung anderweitig entstandener morphologischer Verhältnisse.

Diese Untersuchungen wurden im pflanzenphysiologisen Institut zu München unter der Leitung des Professors Geheimrat Dr. K. Goebel vom Juni 1920 bis Juni 1921 ausgeführt. Für die vielseitige Unterstützung und Förderung spreche ich auch an dieser Stelle Herrn Geheimrat meinen wärmsten Dank aus.

Literaturangaben.

Firbas, H., Über künstliche Keimung des Roggen- und Weizenpollens und seine Haltbarkeit (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung 1920).

Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.

— Organographie der Pflanzen. Jena 1913.

Hannig, E., Untersuchungen über das Abstoßen von Blüten unter dem Einfluß äußerer Bedingungen.

Jost, L., Zur Physiologie des Pollens (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1905).
— Über die Selbststerilität einzelner Blüten (Bot. Ztg. 1907).
Kerner v. Marilaun, Die Schutzmittel der Blüten, Festschrift, Wien 1876.
— Die Schutzmittel des Pollens gegen Nachteile usw. Innsbruck 1873.
— Pflanzenleben (Lpz. 1913).
Kylin, H., Pollenbiologische Studien im nördlichsten Schweden (Archiv f. Bot., Bd. XV, Nr. 17).
Lidforss, B., Zur Biologie des Pollens (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896).
— Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens (ibid. 1899).
— Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche (Zeitschr. f. Botanik 1909).
Müller, H., Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider.
Pfundt, M., Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes (Pringsheim, Jahrb. 1910, Bd. XLVII).
Sprengel, C. H., Das entdeckte Geheimnis der Natur. (Berlin 1793).
Tokugawa, Y., Zur Physiologie des Pollens (Journal of the Coll. of Sc. Tokyo 1914).
Fischer, G., Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Bot. 1917, p. 417.
Sterner, E., Pollenbiologische Studien im nördlichsten Skandinavien (Archiv f. Bot., Bd. XV, 1913).
Fitting, H., Die Reizleitungsvorgänge bei Pflanzen (Ergebn. d. Physiologie 1905).

Zwei neue Bände von Engler und Drude „Die Vegetation der Erde" [1]).

Von **K. Goebel.**

Daß von der bekannten Sammlung pflanzengeographischer Monographien trotz der großen Schwierigkeiten, welche der Drucklegung wissenschaftlicher Werke entgegenstehen, zwei neue Bände erschienen sind, ist so erfreulich, daß es angezeigt erscheint, auch hier darauf hinzuweisen. Es ist das um so mehr berechtigt, als die Pflanzengeographie ja ein Gebiet darstellt, auf welchem sich die Interessen des Systematikers mit denen des Ökologen, Morphologen und Physiologen begegnen.

Das tritt besonders deutlich hervor in dem XIV. Band [2]): „The vegetation of New Zealand by L. Cockayne". Der Verfasser ist seit langer Zeit auch den deutschen Botanikern bekannt nicht nur als er-

1) Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.
2) Preis 210 M.

folgreicher Erforscher der Flora Neuseelands, sondern auch durch seine sehr wertvollen ökologischen Forschungen. Seine Schilderungen sind um so wertvoller, als die ursprüngliche Vegetation Neuseelands mit raschen Schritten der Veränderung, vielfach auch der Vernichtung entgegen geht. Das Land ist für Europäer so angenehm, daß die Besiedelung eine immer dichtere wird — es nähert sich also das Schicksal der ursprünglichen Vegetation mehr und mehr dem der europäischen.

Besonders reich ist der Bilderschmuck. Nicht weniger als 55 Tafeln enthalten vortreffliche, fast ganz von Dr. Cockayne selbst aufgenommene Photographien.

Das Buch, welches schon vor dem Kriege vollendet war, zerfällt in drei Teile und eine Einleitung, welche die Geschichte der botanischen Erforschung Neuseelands behandelt. Der erste Teil (p. 22—43) schildert die physikalische Geographie und das Klima Neuseelands. Der zweite (p. 44—297) behandelt die Vegetation des ursprünglichen Neuseelands. Der dritte (p. 298—323) bespricht die Flora und ihre Verteilung, der vierte (p. 324—338) ihre Geschichte von der jurassischen Periode bis jetzt. Auf den Wert des Buches braucht nicht hingewiesen zu werden — jedem Botaniker wird es sehr willkommen sein.

Der IX. Band[1]) stellt das 2. „Heft“ (878 Seiten mit 338 Textfiguren) von Englers großem Werke „Die Pflanzenwelt Afrikas insbesondere seiner tropischen Gebiete“ dar und bildet dessen Abschluß, da der Verf. wegen der äußeren Schwierigkeiten sich nicht hat entschließen können, auch die sympetalen Dikotylen in derselben Weise zu behandeln.

Der Band enthält eine eingehende Darstellung einer Anzahl von Familien der choripetalen Dikotylen. Besonders aber ist zu begrüßen, daß der Verf., der sich um die Kenntnis der Flora Afrikas so große Verdienste erworben hat, am Schluß des Bandes wichtige allgemeine Ergebnisse zusammengefaßt hat. Namentlich werden die Wanderungswege behandelt und die Morphologie, Systematik und Verbreitung der Xerothermen erörtert, die in Afrika eine so große Rolle spielen.

1) Preis 340 M.

Ant. Kämpfe, Buchdruckerei, Jena.

Über Selbstbestäubung bei den Orchideen.

Von **O. von Kirchner.**

Die Familie der Orchidaceen gilt seit dem Erscheinen von Darwins berühmtem Buch über ihre Bestäubungseinrichtungen (4) als klassisches Beispiel für die Vermeidung beständiger Selbstbefruchtung. In der Tat sind die Blüten der Orchideen im allgemeinen in ausgezeichneter Weise herkogam, und die Einwirkung der Bestäubungsorgane derselben Blüte aufeinander ist durch ihre gegenseitige Lage, besonders durch die Ausbildung des die Pollenmassen von den Narbenflächen trennenden Rostellums, der Regel nach verhindert. Wohl kannte schon Darwin einige Ausnahmen von der gewöhnlichen Fremdbestäubung und meint selbst (4a, 250), daß sich ohne Zweifel mit der Zeit deren noch mehr finden würden, aber er betont doch ihre Seltenheit und die Möglichkeit des Eintretens von Fremdbestäubung nicht nur bei gelegentlicher, sondern auch in den Fällen habitueller Selbstbestäubung. Er führt „eine Liste von ungefähr 10 Spezies an, welche allem Anscheine nach sich selbst vollständig befruchten können, und ungefähr derselben Anzahl von Spezies, welche sich unvollständig befruchten, wenn Insekten ausgeschlossen werden".

I. Vorkommen der Autogamie.

Spätere Untersuchungen und die sich mehrende Kenntnis neuer außereuropäischer Orchideen-Arten haben die Zahl der Arten, bei denen Selbstbestäubung vorkommt, bedeutend vergrößert, so daß eine kritische Zusammenstellung dieser Fälle geeignet sein wird, die übliche Meinung von der „Vermeidung der Selbstbestäubung" bei der genannten Pflanzenfamilie auf das richtige Maß zurückzuführen.

Aus dem Bereich der europäischen Orchideen, deren Artenzahl rund 100 beträgt, werden in Darwins Werk sechs Fälle von regelmäßiger (1—6) und drei Fälle von gelegentlicher Selbstbestäubung (7—9) erwähnt, nämlich:

1. Ophrys apifera Huds.; zuerst beobachtet von Robert Brown im Jahre 1833, ausführlich beschrieben von Darwin im Jahre 1862 (**4**, 40 –45).
2. Ophrys scolopax Cav.; in einer bei Cannes wachsenden Form von J. T. Moggridge (**25; 26**) 1865 beobachtet.
3. Neotinea intacta Rchb. f. nach J. T. Moggridge und Darwin (**4a**, 22).
4. Platanthera hyperboraea Lindl. nach Asa Gray (**15**) 1862.
5. Epipactis latifolia All. var. viridiflora Irm., beobachtet von H. Müller (**33**) 1868.
6. Epipactis microphylla Sw., ebenfalls von H. Müller 1868 beobachtet (**33**).
7. Cephalanthera alba Simonk., ausführlich beschrieben von Darwin (**4**, 66 –70; **4a**, 68—73).
8. Listera ovata R. Br. Von Darwin (**4a**, 103) wurde die Möglichkeit von Selbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuch festgestellt.
9. Neottia nidus avis Rich. Schon früher hat Darwin (**4**, 97) ähnliche Verhältnisse wie bei Listera ovata gefunden.

Zu dieser Liste sind einige Bemerkungen erforderlich. Die sich selbst bestäubende Ophrys-Form, die Moggridge bei Cannes beobachtete, während sich in der Umgebung von Mentone eine Form derselben Art fand, die zur Selbstbestäubung unfähig war, stellt Moggridge in einer späteren Veröffentlichung (**27**) nicht mehr zu O. scolopax Cav., sondern zu O. fuciflora Rchb. (= O. arachnites Lam.) als var. pseudoscolopax Moggr. subvar. sese fecundans Moggr. — Epipactis latifolia All. var. viridiflora Irm. scheint sich hinsichtlich der Möglichkeit von Selbstbestäubung ähnlich zu verhalten, wie die eben erwähnte Ophrys-Art, d. h. örtlich getrennte Formen zu besitzen, von denen Müller nur die der Selbstbestäubung fähige untersucht hat. In den Umgebungen von München, wo die Varietät nicht selten wächst, fand ich sie mit einem Rostellum ausgestattet und deshalb der Selbstbestäubung unfähig, wie E. latifolia var. platyphylla Irm. Und für Nordamerika wird von E. Porter (**37**) angegeben, daß die Pflanze bei Insektenabschluß unfruchtbar sei und normal durch Vespa diabolica Sauss. bestäubt werde. — Die Blüten von Cephalanthera alba Simonk., die Darwin als sich öffnend und dem Insektenbesuch zugänglich beschreibt, besitzen in Deutschland in viel höherem Grade als in England die Neigung, knospenförmig geschlossen zu bleiben. So sagt Max Schulze (**47**, 56), daß die Lippe von den übrigen Perigonblättern umschlossen werde; das ist

auch in der Umgebung von München in der Regel der Fall, und nur selten, z. B. in der Gegend von Andechs, fand ich Pflanzen, an deren Blüten das Vorderglied der Lippe in der Art, wie es Darwin abbildet, aus der Blütenhülle heraushing. — Bei Listera ovata dürfte die Möglichkeit einer Selbstbestäubung in älteren Blüten nur selten zur Tatsache werden, weil den Blüten reichlicher Insektenbesuch und dadurch vermittelte Fremdbestäubung zu Teil wird. — Anders liegt die Sache bei Neottia nidus avis, in deren Blüten die beiden oberen Narbenecken zu beiden Seiten des Rostellums so vorragen, daß sie von dem sehr bröckeligen Pollen leicht und häufig bestäubt werden können. Nach den Beobachtungen von Resvoll (**40**) ist spontane Selbstbestäubung schon im Knospenzustand der Blüten möglich. Mit diesen Umständen mag es wohl zusammenhängen, daß die Blüten immer sehr reichlich Früchte ansetzen, obgleich sie nur wenig Insektenbesuche empfangen. In der Nähe von Herrsching am Ammersee fand ich einen Blütenstand, an dem in mehreren Blüten ein oder beide inneren Blütenhüllblätter dadurch zu Staubblättern umgewandelt waren, daß sie an ihrem oberen Rande Pollenmassen trugen; diese konnten mit der Narbe leicht in Berührung kommen.

Von Darwin nicht erwähnt wird die Angabe von J. T. Moggridge (**26,** Taf. 95, Fig. C), daß Serapias parviflora Parl. (= S. occultata Gay) sich regelmäßig selbst befruchte, sowie die von Pedicino (**36**), daß Limodorum abortivum Sw. auf Selbstbetäubung eingerichtet sei. Bezüglich der letzteren Art berichtet auch von Freyhold (**13**), daß er sie mit geschlossen bleibenden Blüten, aber reichlichem Fruchtansatz beobachtet habe. Ich untersuchte die Pflanze schon im Jahre 1896 bei Bellagio (**18,** I) und fand, daß in den nur sehr wenig sich öffnenden Blüten, deren Sporn aber frei abgesonderten Nektar enthält, die endständige Anthere, deren Pollen als hellgelbe, locker zusammengeballte Masse aus ihr hervorquillt, zwar durch ein Rostellum von der Form eines konsolenartigen Randes von der unmittelbar darunter stehenden, sehr stark klebrigen Narbenfläche getrennt ist, so daß der Pollen dort zunächst einen Halt findet und von der Narbe zurückgehalten wird, daß er aber allmählich über das Hindernis hinaus quillt und auf dem oberen Teil der Narbe kleben bleibt.

Aus der Zeit nach dem Erscheinen der zweiten Auflage von Darwins Buch (**4a**) liegt nur noch eine hierher gehörige Angabe von Nicotra (**35**) über die Autogamie von Serapias lingua L. vor, die aber insofern zweifelhaft ist, als sie mit einer Beobachtung von Delpino (**6** II 2 62, 67, 128) in Widerspruch steht, der für diese Art absolute

Herkogamie feststellte und fand, daß sie in Ligurien von Insekten nicht besucht wurde und deshalb unfruchtbar blieb.

Bei meinen in den letzten Jahren ausgeführten Untersuchungen über die Blüteneinrichtungen der Orchideen habe ich noch vier bisher unbekannte Fälle von Selbstbestäubung bei einheimischen Arten aufgefunden.

Ophrys Botteroni Chodat, eine Unterart von O. apifera, stimmt mit dieser in der Art der Autogamie überein. Ich traf diese bisher für Bayern noch nicht angegebene schöne Art in einem Exemplar bei Hechendorf am Pilsensee am 18. Juni 1921 an. Die Sepalen der Blüte sind hell rosenrot mit einem grünen Mittelnerv und zwei schwächeren grünen Seitennerven, 15,5 mm lang, 6 mm breit; die Petalen heilrosa mit grünem Mittelnerv, 11 mm lang, 2 mm breit, an den Rändern im unteren Teile mit weißen, sehr kurzen Härchen besetzt. Die 12 mm lange Lippe ist fünfzipfelig, aber an den Seitenrändern so nach unten herumgebogen, daß die zwei Paar Seitenzipfel und der sehr kurze Endzipfel ganz auf die Unterseite zu liegen kommen und die Lippe von oben ungeteilt erscheint; sie ist samtig und teilweise haarig, lebhaft braun mit unregelmäßigen goldgelben Zeichnungen. Die Pollinien bogen sich mit ihren Stielchen wie bei O. apifera so nach unten, daß die Pollenmassen in aufgequollenem Zustande auf der Narbe klebten. An dem in einem Glase mit Wasser stehen gebliebenen Blütenstande entwickelte die einzige bei der Untersuchung unversehrt gebliebene Blüte im Laufe von 4 Wochen eine große unreife Frucht mit unreifen Samen, von denen die meisten einen wohl ausgebildeten Embryo besaßen [1]).

Epipactis palustris Rich. Die Blüten werden von Insekten (Honigbienen, Fliegen und Wespen) besucht und fremdbestäubt. Doch wurde ich durch eine freundliche Mitteilung von Herrn Dr. M. Hirmer darauf aufmerksam, daß bei ausbleibendem Insektenbesuch auch Autogamie eintreten kann, und stellte an zahlreichen Exemplaren an den natürlichen Standorten fest, daß dies nicht selten vorkommt. Die Selbstbestäubung wird dadurch ermöglicht, daß die Pollinien, welche beim Aufgehen der Blüte auf der Oberseite des Rostellums liegen, sehr leicht zerbröckeln und dann Pollenmassen auf den oberen Rand der schleimigen Narbenfläche fallen lassen, wo sie auskeimen. Es ist lehrreich, daß die verwandte E. atropurpurea Raf. bei im wesentlichen ganz gleichem Bau der Säule, Anthere und Narbe diese Fähigkeit zur

1) Erst nachträglich bemerke ich, daß die Selbstbefruchtung von Ophrys Botteroni bereits von R. Chodat (Bull. de la Soc. bot. de Genève, 2me série, Vol. V, 1913, p. 18) beobachtet und beschrieben worden ist.

Selbstbestäubung nur deswegen nicht besitzt, weil ihre Pollenmassen etwas fester zusammenhängen und nicht abbröckeln.

Coralliorrhiza innata R. Br. Hermann Müller (**34,** 77) konnte die Einrichtung der Blüten nur oberflächlich untersuchen. Silén (**49,** 134) beobachtete an ihnen den Besuch zahlreicher Syrphiden und einiger anderen Insekten, und fand, daß die Pollinien der Klebscheibe entbehren, weshalb sie weder am Kopf eines besuchenden Insektes noch an einer eingeführten Bleistiftspitze haften. Beiden Beobachtern ist die regelmäßige spontane Selbstbestäubung der Blüten entgangen. Diese fand ich (in Oberbayern) nektarlos. Die Antherenwand fällt so leicht ab, daß man sie in offenen Blüten nur selten noch an Ort und Stelle findet; die Pollinien rutschen dann seitlich von dem sehr kleinen Rostellum auf die dicht darunter liegende Narbenfläche herab, wo sie so rasch auskeimen, daß an noch frisch aussehenden Blüten der Griffel bereits von zahllosen Pollenschläuchen durchzogen ist. Die Samenanlagen im Fruchtknoten fand ich, schon ehe die Blütenknospe sich öffnet, völlig ausgebildet.

Herminium monorchis R. Br. Die Blüten, deren Einrichtung und durch sehr kleine Insekten verschiedener Art vermittelte Fremdbestäubung von Darwin (**4,** 46; **4a,** 51) und H. Müller (**34,** 72) beschrieben worden sind, besitzen die Fähigkeit, sich bei Ausbleiben von Insektenbesuch im welkenden Zustande selbst zu befruchten. Zahlreiche Blütenstände, die abgeschnitten in einem Glase mit Wasser gehalten wurden, blühten allmählich ab und entwickelten sich weiter. An eben erst abgeblühten Blüten mit welkender, aber in der Farbe noch unveränderter Blütenhülle befanden sich die Pollinien noch in den Antheren; später aber, als Petalen und Lippe gebräunt, vertrocknet und verkrümmt waren, besaßen die Sepalen eine frische hellgrüne Farbe, die Pollinien waren aus ihrer Lage geraten, auf die Narbe gelangt und hatten dort massenhafte Pollenschläuche in den nun merklich angeschwollenen Fruchtknoten hineingetrieben. Nach 3 Wochen hatten sich in den jungen Früchten unzählige Samen ausgebildet, die einen kugeligen normalen Embryo aufwiesen.

Somit sind jetzt unter den europäischen Orchideen 15 Arten bekannt, bei denen spontane Selbstbestäubung entweder regelmäßig oder gelegentlich stattfindet. Da noch lange nicht alle Arten genau untersucht sind, dürfte wohl später noch der eine oder andere Fall dazu kommen; so ist es wahrscheinlich, daß sich Listera cordata R. Br. ebenso verhält wie L. ovata, und Liparis Loeselii Rich. erscheint

mir wegen ihres trotz der großen Unscheinbarkeit der Blüten stets sehr reichlichen Fruchtansatzes der Selbstbefruchtung verdächtig.

Weit mehr sich selbst bestäubende Arten kennen wir unter den außereuropäischen, besonders unter den tropischen Orchideen, was ja bei deren großer Artenzahl — es sind über 15000 beschrieben — sehr verständlich ist. Die von Darwin erwähnten Fälle beschränken sich auf folgende Arten: Laelia crispa Rchb. f. (= Cattleya crispa Ldl.), L. cinnabarina Batem., Cattleya sp. von Trinidad, Schomburgkia sp. von Trinidad, Epidendrum sp. von Trinidad, E. sp. aus Süd-Brasilien mit drei Antheren, Dendrobium cretaceum Lindl., D. chrysanthum Wall., Disa macrantha Sw., Gymnadenia tridentata Lindl., Spiranthes australis Lindl., Sarcanthus Parishii Hook., Thelymitra carnea R. Br. und Th. longiflora Forst. Aber schon 1877 behandelte Moore (**28**) die sogenannte Knospenbefruchtung der Orchideen, 1884 veröffentlichte Forbes (**11**) seine Beobachtungen über die Einrichtungen zur Sicherung der Selbstbefruchtung bei derselben Pflanzenfamilie, und 1888 stellte Ridley (**43**) alles zusammen, was ihm über Selbstbestäubung und Kleistogamie der Orchideen bekannt geworden war. In der Folgezeit bis jetzt hat die systematische Kenntnis der Orchideen ganz außerordentlich zugenommen, und in dieser weitläufigen Literatur zerstreut findet man auch zahlreiche Bemerkungen über autogame Arten; von umfangreicheren Werken dieser Art seien nur die von Fitzgerald (**10**), King und Pantling (**17**), Reiche (**38**), Kränzlin (**20**), und Schlechter (**46**) genannt. Fitzgerald fand unter 104 australischen Arten 10, die sich selbst befruchten. King und Pantling (**17,** III) sagen bezüglich der Arten des Sikkim-Himalaya: „Unser Studium hat uns überzeugt, daß die Befruchtung der Orchideen durch Mitwirkung der Insekten auf keinen Fall so allgemein ist, wie man manchmal voraussetzt. Wir haben den unzweifelhaften Beweis von Selbstbefruchtung bei voneinander in jeder Beziehung weit entfernten Gattungen gefunden." C. Reiche äußert sich (**38,** 84): „Die sexuelle Fortpflanzung der chilenischen Orchideen fußt in ausgedehnter Weise auf der Autogamie, und dem Anscheine nach nur an zweiter Stelle auf der Xenogamie." F. Kränzlin sagt (**20,** 10): „Gegenüber der Überzahl von Arten, in denen die normale Kreuzbefruchtung ausbleibt, mehrt sich die Anzahl derjenigen, bei denen Antogamie beobachtet ist."

Sehr eingehend beschäftigt sich R. Schlechter mit dem Vorkommen autogamer und kleistogamer Orchideen-Arten in Deutsch-Neu-Guinea, und faßt seine Erfahrungen dahin zusammen (**46,** XLVIII): „Viel häufiger, als man wohl annehmen konnte, ist die Selbstbefruchtung bei

den Orchidaceen in Deutsch-Neu-Guinea." „Keineswegs selten sind die Fälle, in denen mit der Selbstbefruchtung eine Umbildung, meist pelorialer Natur, des inneren Blumenblattkreises verbunden ist." „Kleistogamie ist innerhalb gewisser Gruppen der Orchidaceen in Neu-Guinea sehr verbreitet, so vor allen Dingen bei den Liparidinae, den Podochilinae, bei der Sektion Grastidium von Dendrobium und bei den Thelasinae."

Es fehlt sonach in der Literatur keinesweges an Hinweisen darauf, daß die Autogamie bei den Orchideen in viel größerer Ausdehnung vorkommt, als Darwin annahm und wissen konnte, aber sie sind in den blütenbiologischen Werken nicht zur Geltung gekommen und weiteren Kreisen von Botanikern unbekannt geblieben. So sagt P. Knuth (**19** II 2, 430) in seiner bekannten Zusammenstellung: „Es kommt daher spontane Selbstbestäubung nur ausnahmsweise vor", obgleich er auf der nächsten Seite Ridleys Ansicht, daß selbstbefruchtende Arten weit verbreitet seien, anführt. Deshalb schien es mir bei meinen Arbeiten, die den Plan verfolgten, alles Wissenswerte über die Bestäubungseinrichtungen der Orchideen einer neuen Bearbeitung zu unterziehen, an deren Veröffentlichung aber infolge der Ungunst der Zeit einstweilen nicht gedacht werden kann, nicht überflüssig, alle mir erreichbaren Nachrichten über die Verbreitung der Autogamie auch bei den außereuropäischen Arten zusammenzubringen und durch einige neue Beobachtungen zu vermehren, zu denen mich die reichen Orchideenschätze des München-Nymphenburger botanischen Gartens anregten. Auf diese Weise sind mir bis jetzt die folgenden außereuropäischen Orchideen-Arten als autogam bekannt geworden.

Ophrydinae.

Gymnadeniopsis clavellata Rydb. (= Gymnadenia tridentata Lindl. (**15,** 292; **4a,** 58).

Disa macrantha Sw. (**4a,** 66).

Pterygodium Newdigatae Bolus. Nach Kränzlin (**20,** 299) ist die kleistogame Form häufiger als die normale.

Neottiinae.

Thelymitra Forst. Bei einigen Arten fällt der außerordentlich bröckelige Pollen als Staub auf die darunter stehende Narbe, während sich die Blüte noch im frühen Knospenzustande befindet, befruchtet sie also noch vor ihrer Öffnung, wenn sie sich überhaupt öffnet, was oftmals nicht der Fall ist. Auch bei anderen Arten, deren Pollen

konsistenter ist, wird Autogamie dadurch ermöglicht, daß der etwas zurückgebogene obere Rand der Narbe mit den Pollinien in Berührung kommt. Wieder in anderen Fällen endlich wird die Narbe durch eine Drehung ihrer Ränder der Einwirkung des Pollens ausgesetzt. Als autogam werden genannt Thelymitra carnea Fitzg., Th. circumsepta Fitzg., Th. longifolia Forst., Th. nuda Ridl., Th. pauciflora Ridl.; die zuerst genannte soll fast ganz kleistogam sein (**4a,** 108; **10,** I; **54,** 285).

Orthoceras strictum R. Br. (**10**).

Calochilus R. Br. Unter den drei australischen Arten befinden sich zwei autogame (**10**).

Chiloglottis cornuta Hook. f. (**53,** 424; **54,** 285).

Chiloglottis diphylla R. Br. Beim Welken der Blüten wird, wenn Insektenbesuch ausgeblieben ist, die Lippe aufwärts bewegt, ihre Schwielen heften sich an die Pollinien, ziehen sie aus der Anthere heraus und reiben sie schließlich gegen die Narbe (**43**).

Von der ganzen Gruppe der Chloraeeae (den Gattungen Asarca, Bipinnula und Chloraea) nimmt Kränzlin (**22,** 9) an, daß Selbstbestäubung jedesmal eintritt, wenn innerhalb einer bestimmten kurzen Zeit Kreuzbefruchtung ausgeblieben ist. „Die Einrichtungen, um den blütenbesuchenden Insekten den Pollen anzuheften, sind sehr mangelhaft. Die Anthere ist groß und steht direkt am oberen Ende der Säule, sie öffnet ihre vier undeutlich geteilten Fächer weit und läßt die vier großen Pollenmassen weit nach vorn fallen. Die Tetraden hängen an langen Fäden so lose zusammen, daß der Ausdruck „Blütenstaub“ fast zu Ehren kommt; jedenfalls ist der Pollen staubähnlicher als selbst bei den Ophrydeen. Zwischen diesem Magazin von Pollen und der großen, sehr klebrigen Narbenfläche liegt wie eine ganz schmale Leiste das Rostellum, welches, ganz abgesehen davon, daß es nicht nur keinerlei Einrichtungen zum Anheften des Pollens bietet, nicht einmal eine wirksame Scheidewand zwischen Anthere und Narbenhöhle bildet. Die unmittelbare Folge ist, daß bei einer noch so leichten Bewegung der Pollen nach vorn, also auf die Narbenhöhle fallen, und Selbstbestäubung in sehr vielen Fällen stattfinden muß.“ — Auch Reiche sagt von den Gattungen Asarca, Bipinnula und Chloraea, ihre großen Blüten seien zwar xenogam, schlössen sich aber beim Verwelken und dabei könne Autogamie eintreten (**38,** 81). In jedem Falle scheine die von Insekten besorgte Fremdbefruchtung unter den chilenischen Arten dieser Gattungen von geringerer Bedeutung zu sein als die

Autogamie (**38,** 83). Im einzelnen wird über die Chloraeeae angegeben:

Asarca araucana Ph. und A. Commersonii Hook. f. haben fast ganz geschlossene Blüten mit Neigung zur Kleistogamie. Bei A. Commersonii öffnet sich das Perigon so wenig, daß Xenogamie sogleich ausgeschlossen bleibt (**38,** 15, 16, 81).

Bipinnula Comm. Die großen Blüten sind xenogam, schließen sich aber beim Verwelken, und dabei kann Autogamie eintreten (**38,** 81).

Chloraea Fonckii Ph. Die Blüten bleiben fast geschlossen und sind sicher autogam, sogar kleistogam (**38,** 37).

Chloraea Philippi Rchb. f. Die kleinen Blüten scheinen autogam zu sein (**38,** 43).

Chloraea falklandica Kränzl. Bei den (im getrockneten Zustand) untersuchten Exemplaren war die Lippe sehr fest gegen die Säule gepreßt und hielt den Pollen auf der Narbe fest (**23,** 5).

Chloraea inconspicua Ph. Die fast geschlossen bleibenden Blüten sind autogam; der ganze Pollen der Anthere liegt auf der Narbe und ist in die Narbenfläche hineingewachsen (**22,** 84).

Cryptostylis arachnites Bl. besitzt Einrichtungen zur Sicherung der Selbstbestäubung (**11,** 547).

Pogonia Lessonii Rchb. f. Beim Welken der Blüte tritt Autogamie ein (**38,** 83).

Epipactis gigantea Dougl. scheint autogam zu sein (**24**).

Epipogon nutans Rchb. f. Nur in der Knospe findet man die Pollinien in der Anthere; in der geöffneten Blüte liegen sie unmittelbar auf der Narbe und werden von ihr aufgesaugt, wenn die Blüte alt wird (**17,** 253).

Pantlingia paradoxa Prain. Die vier Pollinien besitzen weder Caudicula noch Klebdrüse und sind mit ihren Basen an das riemenförmige Rostellum angeheftet; sie scheinen die Narbe durch allmähliches Auflösen und Verschwinden des Rostellums zu befruchten (**17,** 258).

Spiranthes australis Lindl. (**10,** II; **5,** 98; **43**).

Spiranthes diuretica Lindl. Beim Ausbleiben von Fremdbestäubung tritt durch Anpressen der Säule gegen die Lippe Autogamie ein (**38,** 83).

Goodyera procera Lindl. Die Pollinien treiben Pollenschläuche, indem der klebrige Narbenschleim anschwillt und die Pollenmassen erreicht (**11,** 547; **12,** 102).

Goodyera carnea Schltr. ist kleistogam (**44,** 56).

Von dieser Verwandtschaft sagt Pantling: „Die meisten Arten der Goodyereae (von Sikkim) sind, ungeachtet die Pollinienanhänge in dieser Tribus zur Entfernung durch Insektenhilfe geeignet erscheinen, auch selbstfertil“ (**17,** III).

Cystorchis aphylla Ridl. Die Narbe ist dreilappig, ihr mittleres Läppchen nicht zu einem Rostellum umgewandelt, sondern bestäubungsfähig; bei den frisch untersuchten Blüten blieben die Pollinien an ihrer Stelle, und es fand stets Selbstbefruchtung statt (**51,** 12).

Thuniinae.

Arundina speciosa Bl. Schon in der Knospe erfolgt in den meisten Blüten dadurch Selbstbestäubung, daß die Anthere sich nach vorwärts gegen die Narbe biegt und das Rostellum sich in den Griffelkanal abwärts krümmt, so daß die Pollinien auf die Narbenfläche gelangen. Nachher öffnet sich die Blüte nur für wenige Stunden. In den seltenen Fällen, wenn die Einkrümmung des Rostellums unterbleibt, fällt die Blüte unbefruchtet ab (**11,** 543; **12,** 97).

Collabiinae.

Chrysoglossum sp. Blüten kleistogam und in hohem Grade selbstfruchtbar (**11,** 545; **12,** 102).

Liparidinae.

Liparis caespitosa Lindl. bildet auf Sumatra in gewissen Höhenregionen kleistogame Blüten, einige hundert Meter tiefer normale chasmogame (**46**, IL).

Liparis cleistogama J. J. Smith. Die Blüten öffneten sich nie, scheinen aber keine Frucht anzusetzen (**50,** 33).

Liparis longipes Lindl. Die in den Gewächshäusern unserer botanischen Gärten häufig kultivierte Art erregte (in Erlangen) meine Aufmerksamkeit dadurch, daß die unscheinbaren Blütenstände sehr reichlich Kapseln ansetzten. Es stellte sich heraus, daß in den welkenden Blüten regelmäßig spontane Selbstbestäubung dadurch eintritt, daß das ursprünglich die Pollinien von der Narbe trennende Rostellum zusammenschrumpft, so daß die Pollinien auf die Narbe herabrutschen können. Das wird, trotz der invertierten Stellung der Blüte dadurch ermöglicht, daß die Säule mit ihrem Vorderende aufwärts gebogen ist und die ihr dicht anliegende Lippenbasis ein Herabfallen der Pollinien unter die Narbe verhindert. In solchen

welk gewordenen Blüten ziehen sich ungeheure Massen von Pollenschläuchen in den anschwellenden Fruchtknoten, dessen Samenanlagen indessen jetzt noch nicht ausgebildet sind, sondern ein noch kurzes Integument besitzen. Nach reichlich drei Monaten waren die Früchte gereift und enthielten fast ausnahmslos gut entwickelte Samen; nur etwa 5 % von diesen (der Schätzung nach) enthielten keinen Embryo.

Microstylis histionantha Barb. Rodr. Die Anthere ist nach Barbosa Rodriguez mit einer Bewegung begabt, wodurch sie umgewendet wird und die Pollinien auf die Narbe auswirft; sonach müssen die Blüten sich selbst befruchten (**43**).

Microstylis Maximowicziana King und Pantl. Der häutige Boden des Klinandriums wird durch die Narbenflüssigkeit aufgelöst, so daß die Pollinien mit der Narbe in Berührung kommen und Autogamie erfolgt (**17,** 21).

Microstylis nephroglossa Schltr. ist kleistogam (**46,** 140).

Oberonia cleistogama Schltr., ebenso (**46,** 170).

Polystachyinae.

Polystachya zeylanica Lindl. hat Knospenbefruchtung (**29**).

Polystachya luteola Hoock. entwickelt neben offenen auch kleistogame Blüten (**7,** 57).

Podochilinae.

Appendicula Bl. In der Gattung kommen pelorische Ausbildungen der Blüten häufig vor, bei denen der Säulenfuß reduziert oder ganz unterdrückt, das Rostellum verschwunden und Autogamie unausbleiblich ist. Unter Berücksichtigung dieser Merkmale sind als autogam anzusehen: A. torricelliana Schltr., A. carinifera Schltr., A. kaniensis Schltr., A. biumbonata Schltr., A. djamuensis Schltr. nebst var. isoglossa Schltr., A. concava Schltr., A. pseudopendula Schltr. var. cryptostigma Schltr., A. lutea Schltr., A. flaccida Schltr. var. lobogyne Schltr., A. oblonga Schltr., A. bracteosa Rchb. f.; A. cleistogama Schltr. wurde nur kleistogam gefunden (**46,** IL, 337—341).

Cyphochilus sp. ist kleistogam (**46,** 362).

Glomerinae.

Agrostophyllum Bl. Auch in dieser Gattung sind Formen mit pelorialen Blüten nicht selten beobachtet; bei ihnen sondert die Narbenfläche auffallend viel Schleim ab, der bald über ihre Ränder quillt, die nicht durch ein Rostellum geschützten Pollinien erreicht

und sie zum Austreiben von Pollenschläuchen in die Narbe veranlaßt (**46,** IL). Sonach sind autogam: A. stenophyllum Schltr. (**46,** 258), A. pelorioides Schltr. (**46,** 267), A. compressum Schltr. (**46,** 274), A. torricellense Schltr. (**46,** 260), A. dichorense Schltr. (**46,** 260), A. montanum Schltr. (**46,** 265), A. graminifolium Schltr. (**46,** 266), A. crassicaule Schltr. (**46,** 270), A. verruciferum Schltr. (**46,** 276), A. superpositum Schltr. (**46,** 278).

Pleurothallidinae.

Pleurothallis ruscifolia R. Br. Die Pflanzen des Münchener botanischen Gartens setzen regelmäßig Früchte an, die sich infolge von spontaner Selbstbestäubung bilden. Beim Verwelken der Blüten lockert sich nämlich die Anthere, reißt ab und fällt abwärts, wobei sie öfters die Narbe trifft und auf ihr die Pollinien hängen läßt. Innerhalb von etwa 2 Monaten reifen die hierdurch entstandenen Kapseln, die neben vereinzelten tauben lauter wohl entwickelte Samen besaßen.

Physosiphon Loddigesii Lindl. Die im Münchener botanischen Garten gezogenen Pflanzen setzten regelmäßig vereinzelte Früchte an, nach einigen Zählungen ungefähr 5% der Blüten. Wie bei der vorigen Art reißt beim Verwelken der Blüten die Anthere ab und kommt bisweilen, aber seltener als bei Pleurothallis ruscifolia, auf die Narbe zu liegen, auf der dann die Pollenschläuche ausgetrieben werden. Die Untersuchung der nach etwa 2 Monaten reif gewordenen, anscheinend normalen Kapseln ergab, daß alle in ihnen enthaltenen Samen taub waren.

Laeliinae.

Cattleya Lindl. In dieser Gattung kommt Knospenbefruchtung vor (**28**), und bei einer nicht näher bezeichneten, auf Trinidad wachsenden Art wurde beobachtet, daß sich ihre Blüten selten öffnen und im geschlossenen Zustande sich selbst befruchten (**3,** 129).

Laelia cinnabarina Batem. Die Angabe Darwins (**4a,** 126) über Selbstbefruchtung läßt es zweifelhaft, ob diese spontan oder künstlich herbeigeführt war.

Laelia crispa Rchb. f. (= Cattleya crispa Lindl.). Die Blüten entfalten sich zuweilen nicht gehörig, bringen aber trotzdem Kapseln (mit fast lauter tauben Samen) hervor (**4a,** 126).

Schomburgkia sp. verhielt sich auf Trinidad wie die erwähnte Cattleya sp. (**3,** 139).

Epidendrum L. Bei der Gattung ist Knospenbefruchtung beobachtet (28). Eine Art auf Trinidad öffnet selten ihre Blüten, sie werden aber, wenn sie sich nicht öffnen, stets befruchtet (**3,** 129).

Epidendrum sp. in Südbrasilien, mit zwei seitlichen Antheren außer der normalen, befruchtet sich mit deren Hilfe selbst (**32**).

Epidendrum variegatum Hook. Von dieser Art gibt J. H. Hart (**16**) an, daß sie sich regelmäßig und mit bestem Erfolge selbst befruchte. Die Lippe liegt so dicht auf der Säule, daß sie auf deren Unterseite einen Druck ausüben kann, die Anthere bleibt in ihrer Lage, ihre Pollenmassen vergrößern sich, werden von der Lippe gegen die Säule gequetscht und dehnen sich seitwärts so aus, daß sie mit der Narbe in Berührung kommen; die Elastizität der Lippe ist so groß, daß es selbst für ein sehr kräftiges Insekt unmöglich wäre, sie von der Säule zu entfernen und zu den Pollinien zu gelangen. Auf die im Münchener botanischen Garten gezogenen Exemplare von Epidendrum variegatum trifft diese Schilderung insofern nicht zu, als an ihnen niemals spontane Selbstbestäubung von mir beobachtet werden konnte; vielmehr fielen die Blüten nach langer Blütezeit immer ab, ohne eine Frucht anzusetzen. Das dichte Anliegen der Säulenspitze an der Lippe kommt auch noch bei einer ganzen Anzahl anderer Epidendrum-Arten vor, die sich trotzdem nicht selbst bestäuben können, z. B. E. cochleatum L., E. fragrans Lindl., E. Rueckerae Rchb. f., E. vitellinum Lindl.

Phajinae.

Phajus Blumei Lindl. Die sehr großen, ansehnlichen, duftenden, meist aber nektarlosen Blüten bestäuben sich regelmäßig und ausnahmslos selbst, wie zuerst Forbes (**11,** 540; **12,** 92—95) feststellte und später P. Knuth (**19,** III 1, 205) in der Hauptsache bestätigte, ohne in allen Einzelheiten mit den Beobachtungen von Forbes übereinzustimmen.

Phajus amboinensis Bl. und Ph. albescens (?) stimmen nach Forbes (**11,** 542) in dem Vorgange der Autogamie mit Ph. Blumei überein.

Phajus maculatus Bl. Beim Schütteln der Blüten können die Pollinien auf die Narbe gleiten und bleiben dann an ihr haften (**43**).

Calanthe R. Br. Nicht selten ist das Rostellum nicht ausgebildet, der von der Narbe reichlich ausgesonderte Schleim kommt mit den Pollenmassen, die dann weder Stielchen noch Klebdrüsen besitzen, in Berührung und veranlaßt sie zum Austreiben von Pollenschläuchen

in die Narbe. Bisweilen keimen die Pollinien schon bevor sie mit der Narbenflüssigkeit in Berührung treten aus (**46,** 48).

Calanthe inaperta Moore (= Phajus villosus Bl.) hat Knospenbefruchtung (**29**).

Calanthe Mannii Hook. f. Autogam und selbstfertil (**17,** 167).

Calanthe veratrifolia R. Br. var. cleistogama Schltr. unterscheidet sich von der typischen Form durch geschlossen bleibende Blüten (**46,** 380).

Tainia penangiana Hook. f. Während aus Singapore stammende Pflanzen regelmäßig sich öffnende Blüten mit gut ausgebildetem Rostellum entwickelten, blieben sich solche von Ambon und Java stets halb geschlossen, besaßen kein Rostellum und befruchteten sich selbst (**50,** 17).

Chysis laevis Lindl. Die im Münchener botanischen Garten gezogenen Pflanzen entwickelten Blüten, die sich nur unvollkommen oder fast gar nicht öffneten und sich selbst befruchteten. Die Säule hatte kein Rostellum — das sonst bei der Gattung Chysis gut entwickelt ist —, die Antheren hatten eine verkümmerte Wandung, die sich schon im Knospenzustand so zusammenzog, daß die Pollinien herausgedrückt wurden. Sie gelangen so auf die Narbe und keimen dort.

Plocoglottis glaucescens Schltr. besitzt eine kleistogame Varietät (**46,** 409).

Spathoglottis Bl. Pelorische Umbildungen der Blüten treten in der Gattung in Verbindung mit Selbstbefruchtung auf; diese findet dadurch statt, daß die Pollinien durch Schrumpfung der Anthere herausgedrückt werden und auf die Narbe geraten (**46,** XLVIII).

Spathoglottis plicata Bl. Die regelmäßig eintretende Selbstbefruchtung der Blüten ist von Forbes (**11,** 542; **12,** 96) ausführlich beschrieben worden. Ich konnte sie durch Untersuchung der im Münchener botanischen Garten kultivierten Exemplare bestätigen: auch hier bestäubten sich die ansehnlichen Blüten ausnahmslos selbst und setzten reichliche Kapseln an, deren Samen der Mehrzahl nach vollkommen ausgebildet waren.

Spathoglottis Paulinae Fitzg. Die Pollinien krümmen sich auf die Narbe und bestäuben sie (**43**).

Dendrobiinae.

Dendrobium Sw. Bei der Sektion Grastidium ist in Neu-Guinea Kleistogamie sehr verbreitet (**46,** IL).

Dendrobium cretaceum Lindl. besitzt Knospenbefruchtung (**28**), und manchmal entfalten sich seine Blüten nicht, setzen aber doch gute Kapseln an (**4a**, 121).

Dendrobium chrysanthum Wall. kann sich bei Ausbleiben von Insektenbesuch selbst befruchten (**4a**, 118).

Dendrobium chryseum Rolfe ist kleistogam; das Rostellum ist sehr reduziert, so daß es die Narbe vor den herabgleitenden Pollinien nicht schützt (**43**).

Dendrobium crepidatum Lindl. Gewöhnlich sind die Blüten ziemlich ansehnlich, bleiben 5 Tage lang geöffnet und können sich nicht selbst befruchten. Eine in Sikkim einheimische Form, aber mit unscheinbareren Blüten, bestäubt sich regelmäßig selbst, bevor die Knospen sich geöffnet haben (**17**, 48).

Dendrobium polycarpum Rchb. f. befruchtet sich nach den Beobbachtungen von Reichenbach selbst (**20**, 149).

Dendrobium Giulianettii Bail. Bailey fand am natürlichen Standort alle untersuchten Exemplare autogam; schon vor der Anthese lagen die Pollinien aufgequollen auf der Narbe (**20**, 150).

Dendrobium triviale Kränzl. wurde stets autogam gefunden (**20**, 11).

Dendrobium Mastersianum F. Müll. Alle untersuchten Blüten hatten auf die Narbe herabgeglittene und dort durch Pollenschläuche befestigte Pollinien (**20**, 38).

Dendrobium densiflorum Wall. Außer den gut ausgebildeten Blüten, die aber steril sind, hat die Art solche mit verkümmerter Lippe, in denen Autogamie stattfindet und die zur Kleistogamie neigen (**20**, 11, 66).

Dendrobium Brymerianum Rchb. f. Die var. histrionicum Rchb. f. soll nach Berkeley stets autogam sein und sich vor der Anthese befruchten (**20**, 11, 42).

Dendrobium cleistogamum Schltr. hat kleine, immer geschlossen bleibende Blüten, die sich selbst befruchten, und scheint die kleistogame Form einer nicht näher bekannten Art zu sein (**20**, 11, 299).

Dendrobium aqueum Lindl. zeigt gelegentliche Autogamie (**20**, 11, 12).

Dendrobium obcuneatum Bail. ist die kleistogame Form irgend einer Art (**20**, 300).

Dendrobium clausum Schltr. hat fast immer kleistogame Blüten (**46**, 607).

Eria albotomentosa Lindl. Schon ehe die Blüte sich öffnet, findet regelmäßig Selbstbestäubung statt (**11**, 544; **12**, 100).

Eria sp., verwandt mit E. javensis Zoll. et Mor. Es findet in den Blüten regelmäßig Selbstbestäubung durch Herabbiegen einiger Pollinien auf die Narbe statt (**11,** 545; **12,** 101).

Eria clausa King u. Pantl. In vielen Fällen öffnen sich die Blüten gar nicht, befruchten sich aber dadurch, daß das Rostellum aus seiner normalen Lage gegen die Hinterseite des Klinandriums gedrückt wird und so die Pollinien auf die Narbe gelangen können. Die Art ist vielleicht eine kleistogame Form von E. vittata Lindl. (**17,** 121).

Eria excavata Lindl. Die Pflanzen von Sikkim sind selbstfertil; ihre Blüten öffnen sich kaum und ihre Farbe ist unansehnlicher als bei den anderwärts wachsenden Pflanzen, deren Blüten sich völlig öffnen und sich nicht selbst befruchten. Vielleicht ist E. excavata nur eine kleistogame Form von E. alba Lindl. (**17,** 124).

Eria inamoena Schltr. ist kleistogam (**45,** 36).

Bolbophyllinae.

Bolbophyllum dischidiifolium J. J. Smith ist kleistogam und bringt regelmäßig Früchte hervor (**52,** 140).

Bolbophyllum aphanopetalum Schltr. An lebenden Pflanzen hing die Anthere in die tiefe Narbenfläche hinein; ob dies ein normales Stadium war, konnte nicht festgestellt werden (**45,** 82).

Bolbophyllum verruciferum Schltr. Die var. carinatisepalum Schltr. ist kleistogam (**46,** 750).

Bolbophyllum dasyphyllum Schltr. bildet gewöhnlich nur kleistogame Blüten (**46,** 834).

Thelasinae.

Unter den Arten dieser Gruppe in Neu-Guinea ist Kleistogamie unter Umbildung der Blütenblätter, besonders des inneren Kreises, sehr verbreitet (**46,** IL). Zu ihnen gehört wahrscheinlich:

Thelasis compacta Schltr., deren Säule kein Rostellum besitzt (**46,** 907).

Oxyanthera papuana Schltr. entwickelt ganz besonders häufig kleistogame Blüten, in denen das Rostellum fehlt; auch in geöffneten Blüten findet Autogamie statt (**46,** 905).

Oxyanthera abbreviata Schltr. blüht ebenfalls meist kleistogam und verhält sich wie O. papuana (**46,** 905, 906).

Phreatia Lindl. In der Gattung sind Fälle von Selbstbestäubung nicht selten; sie kommt dadurch zustande, daß das Rostellum nicht ausgebildet ist und die Pollinien, denen Stielchen und Klebdrüse der

normalen Formen fehlt, von der Narbenflüssigkeit überflutet und zum Austreiben der Pollenschläuche veranlaßt werden (**46,** XLVIII).

Phreatia trilobulata Schltr. ist nur kleistogam bekannt (**46,** 912).

Phreatia oreogena Schltr. ist die kleistogame Form einer sonst nicht bekannten Art (**46,** 921).

Phreatia gracilis Schltr. besitzt kein Rostellum (**46,** 925).

Phreatia coelonychia Schltr. ist kleistogam, mit einer Säule ohne Rostellum (**46,** 943).

Phreatia densiflora Lindl. hat offene, aber dennoch autogame Blüten (**21,** 2).

Maxillariinae.

Maxillaria rufescens Lindl. hat Knospenbefruchtung (**39**).

Eulophidium maculatum Pfitz. (= Oeceoclades maculata Lindl.). Die unscheinbaren, duft- und nektarlosen Blüten befruchten sich regelmäßig selbst durch Herabbiegen der Pollinien auf die Narbe, und setzen reichlich Früchte und Samen an (**43**).

Oncidiinae.

Trizeuxis falcata Lindl. An einem aus drei Blüten bestehenden Blütenstande einer im Münchener botanischen Garten gezogenen Pflanze waren die beiden oberen Blüten noch unbefruchtet, an der untersten hatte sich infolge von spontaner Selbstbestäubung eine junge Frucht gebildet. Das Pollinariumstielchen, welches bei dieser Gattung verhältnismäßig sehr lang ist, hatte sich, während es mit seinem unteren Ende an der Klebdrüse festhaftete, im oberen Teile bogenförmig so weit abwärts gekrümmt, daß das eine Pollinium auf die Narbe geraten war und hier Pollenschläuche getrieben hatte.

Trichopilia fragrans Lindl. Eine kultivierte Form besaß Blüten, die sich nie öffneten, duftlos waren und sich immer dadurch selbst befruchteten, daß schon frühzeitig die Antherenwand abfiel und die Pollinien sich über das Rostellum zur Narbe herabkrümmten (**43**).

Sarcanthinae.

Aërides longicornu Hook. f. scheint in großer Ausdehnung selbstfertil zu sein. Bei Entfernung der Pollinien durch Wind od. ähnl. aus der Anthere hängen sie wie an einem Faden vor der Narbenhöhle und können sehr leicht die Narbe berühren und sie bestäuben (**17,** 211).

Mystacidium inapertum Ridl. Die Blüten scheinen sich nicht zu öffnen und werden vielleicht selbstbefruchtet (**41**).

Thrixspermum Lour. Bei der Gattung kommt im malayischen Archipel Kleistogamie vor (**46,** IL).

Sarcanthus Parishii Hook. produzierte in Kultur spontan Früchte (**4a,** 121).

Aus dieser Zusammenstellung, die gewiß noch nicht vollständig ist, ergibt sich, daß die Zahl der außereuropäischen autogamen Orchideenarten recht ansehnlich ist, und wenn sie auch im Vergleich zu der großen Anzahl der bekannten Arten nur einen geringen Bruchteil von diesen ausmachen, so ist doch zu berücksichtigen, daß nur verhältnismäßig wenige Arten überhaupt auf ihre Blüteneinrichtungen genau untersucht sind. Jedenfalls wird sich die Ansicht, daß die Familie der Orchideen in besonders eindringlicher Weise das Gesetz der vermiedenen Selbstbestäubung bestätige, nicht aufrecht halten lassen.

Autogame Orchideenarten kommen in den verschiedensten Gegenden des Verbreitungsbezirkes der Familie vor, nur aus Afrika sind bis jetzt erst wenige bekannt. Sie finden sich in den verschiedensten Gruppen des Systemes und keineswegs nur bei unscheinbaren, sondern auch bei sehr ansehnlichen Blüten. Ein Einfluß der Umgebung auf die Herausbildung der Autogamie läßt sich nicht erkennen; nur für die Kleistogamie scheint die Feuchtigkeit der Umgebung bisweilen bestimmend zu sein. Aber während Eggers (**7,** 57) für die westindische Polystachya luteola angibt, daß in trocknen Perioden kleistogame, in feuchten chasmogame Blüten zur Ausbildung kommen, wird Schlechter (46, IL) durch seine Beobachtungen in Neu-Guinea zu dem entgegengesetzten Schluß geführt. Er konnte feststellen, daß die Zahl der kleistogamen Orchideen besonders in den niederschlagreichen Nebelwäldern zunahm und sich in den niederschlagreichsten Monaten häufte. Er glaubt annehmen zu dürfen, daß Kleistogamie durch sehr große und anhaltende Feuchtigkeit hervorgerufen werden kann, d. h. also wenn die klimatischen Bedingungen für die Entwicklung des die Pflanze sonst befruchtenden Insektes ungünstig sind. Daß aber noch andere Ursachen die Kleistogamie hervorrufen können, beweise das Auftreten von kleistogamen Arten in der Nähe der Küste, wie Oberonia cleistogama Schltr. und Appendicula cleistogama Schltr., zu deren Spezieschарakter sogar die Kleistogamie gehöre.

II. Vollzug der Autogamie.

Trotz der Übereinstimmung des Baues und der Lage der Bestäubungsorgane bei allen Orchideen mit Ausnahme der Cypripedilinae,

bei denen aber kein Fall von Autogamie bekannt ist, kann sich der Vorgang der spontanen Selbstbestäubung auf recht mannigfaltige Weise vollziehen, und selbst nahe miteinander verwandte Arten können sich in dieser Hinsicht unterscheiden. Schon Ridley (**43**) hat versucht, vier Typen der Autogamie aufzustellen, doch müssen diese nach unseren jetzigen Kenntnissen noch vermehrt werden. Die Vorgänge, welche zum Belegen der Narbe mit dem Pollen derselben Blüte führen, können in der Hauptsache entweder vom männlichen oder vom weiblichen Organ ausgehen, wenn auch ein gleichsinniges Zusammenwirken beider insofern oft stattfindet, als die Schranke, welche in der normalen Orchideenblüte Pollinien und Narbe voneinander trennt, das Rostellum, beseitigt wird.

Bei der Kleistogamie ist vielfach die nähere Art, in der die Selbstbestäubung vollzogen wird, nicht genau bekannt; im ganzen sind im ersten Abschnitt dieses Aufsatzes 37 Arten als habituell oder gelegentlich kleistogam angeführt. Im übrigen lassen sich folgende Typen, in denen die Autogamie vollzogen wird, unterscheiden.

1. Die Belegung der Narbe geschieht durch Abbröckeln oder Hervorquellen lockerer Pollenmassen aus den höher stehenden Antheren: Neotinea intacta, Gymnadeniopsis clavellata, Epipactis latifolia var. viridiflora, E. microphylla, E. palustris, Listera ovata, Neottia nidus avis, Serapias parviflora, Limodorum abortivum, Thelymitra nuda, Th. pauciflora, Spiranthes australis (indische Form), Epidendrum variegatum, Chysis laevis.

2. Die Pollinien als Ganzes fallen oder gleiten auf die Narbe: Coralliorrhiza innata, Disa macrantha, Thelymitra carnea, Epipogon nutans, Microstylis histionantha (unter plötzlicher Ausschleuderung durch die Anthere), Phajus maculatus, Spathoglottis sp., Dendrobium chrysanthum, D. chryseum, D. crepidatum, D. Giulianettii, D. Mastersianum, Oxyanthera papuana, O. abbreviata.

3. Die Pollinien biegen sich, indem sie mit dem einen Ende an ihrer Stelle bleiben, mit dem anderen so weit gegen die Narbe herab, daß sie diese berühren. Diese Bewegung wird ausgeführt

a) durch das Stielchen bei Eulophidium maculatum, Trizeuxis falcata, Trichopilia fragrans var., Aërides longicornu.

b) Durch die Caudicula bei Ophrys apifera, O. Botteroni, O. fuciflora var. pseudoscolopax, Platanthera hyperboraea.

c) Durch die Pollenmasse selbst bei Cephalanthera alba, Pogonia Lessonii (während des Verwelkens), Spiranthes diuretica (unter Streckung der Pollinien), Arundina speciosa, Spathoglottis Paulinae, Eria sp. der javensis verwandt, Bolbophyllum aphanopetalum.

4. Die Pollinien wachsen, ohne ihre Lage zu verändern, in Pollenschläuche aus, welche die Narbe erreichen: Goodyera procera, Calanthe sp.

5. Die ganze Anthere reißt ab und fällt dabei gelegentlich so auf die Narbe, daß die Pollinien auf dieser haften bleiben: Pleurothallis ruscifolia, Physosiphon Loddigesii.

6. Die Narbe scheidet eine so große Menge von Narbenflüssigkeit aus, daß diese bis zu den Pollinien emporsteigt, dadurch werden die Pollinien zum Austreiben der Pollenschläuche veranlaßt, die bis in die Narbe hineinwachsen: Thelymitra circumsepta, Orthoceras strictum, 2 Arten von Calochilus, Spiranthes australis (australische Form), Chrysoglossum sp. (zugleich kleistogam), 12 Arten von Appendicula, 10 Arten von Agrostophyllum, Cattleya sp., Schomburgkia sp., Epidendrum sp., Phajus Blumei, Ph. amboinensis, Ph. albescens (?), Calanthe inaperta, Spathoglottis plicata, Dendrobium aqueum, Eria albotomentosa, Phreatia densiflora.

7. Durch Rollungen der Narbenränder werden Teile der Narbe mit den Pollinien in Berührung gebracht und mit Pollen belegt: Thelymitra longifolia, Arundina speciosa (unter gleichzeitigem Herabbiegen der Pollinien).

8. Durch Auflösung des Androklinium-Bodens gelangen die Pollinien auf die Narbe: Microstylis Maximowiczii, Calanthe Mannii, Pantlingia paradoxa (wo sich das Rostellum auflösen soll).

9. Der mittlere, sonst zum Rostellum umgebildete Narbenlappen behält die Beschaffenheit eines Narbenlappens und wird vom Pollinium befruchtet: Cystorchis aphylla.

10. Beim Welken der Blüte treten solche Verkrümmungen der Blütenteile ein, daß durch sie die Pollinien auf die Narbe geraten oder gedrückt werden: Herminium monorchis, Chiloglottis diphylla, die Arten der Gattungen Asarca, Bipinnula und Chloraea, Liparis longipes.

Bemerkenswert ist schließlich noch, daß nach den Angaben von Ridley (**43**) von der in den Tropen sehr verbreiteten Spiranthes

australis zwei Formen vorkommen, die zwar beide autogam sind, bei denen aber der Vorgang der Selbstbestäubung in verschiedener Weise stattfindet. Die eine, in Australien und auf Timor einheimische Form besitzt, wie Fitzgerald (**10**) beschrieben hat, kein Rostellum und befruchtet sich infolge der Überflutung der Pollinien durch die Narbenflüssigkeit; die andere, die in Indien, Java usw. vorkommt, hat ein ausgebildetes Rostellum und befruchtet sich selbst durch Abbröckeln von Pollen. Vielleicht handelt es sich hier um verschiedene Varietäten oder sogar einander nahestehende Arten, die noch nicht genau auseinandergehalten sind.

III. Die Folgen der Selbstbestäubung.

In der großen Mehrzahl der untersuchten Fälle ist die Selbstbestäubung bei den Orchideen von gutem Erfolg, d. h. sie führt zur Ausbildung normaler reifer Kapseln mit sehr zahlreichen Samen, von denen ein verschieden großer Prozentsatz vollkommen entwickelt ist, während die übrigen nur aus einer leeren Samenschale mit zusammengefallenen Resten des Nucellus und ohne Spur eines Embryo bestehen. Die guten Samen pflegen sich von den tauben durch dunklere Färbung zu unterscheiden. Diese Erfahrung gilt sowohl für die spontane Selbstbestäubung, auf welche die Beobachter häufig gerade durch den reichen Frucht- und Samenansatz der autogamen Pflanzen aufmerksam geworden sind, wie auch für die künstlich vorgenommene. Im gärtnerischen Betrieb wurden und werden künstliche Selbstbestäubungen von Orchideenblüten sehr häufig ausgeführt. In besonders großem Maßstab ist das durch J. G. Beer (1) gescheben, dem es darauf ankam, Kapseln und Samen von möglichst vielen Arten für systematische Zwecke zu erzielen. Er führte die Bestäubungen nach seiner eigenen Angabe (S. VI) „mit dem Pollen der Blüte desselben Individuums“ aus, vermutlich also mit dem Pollen derselben Blüte, so daß man die von ihm erzielten Erfolge als solche von Selbstbestäubungen ansehen darf. Er stellte seine Versuche an 27 Gattungen an und bildet die Kapseln von 158 Arten, die Samen von 150 Arten ab, von denen er die meisten durch seine Befruchtungen erhalten hat. Diese waren fast immer von Erfolg, nur bei Lycaste, Maxillaria und vielen Arten von Oncidium blieb er aus; Beer machte die eigentümliche Beobachtung, daß „Blüten von mehr oder minder gelber Grundfarbe sich fast durchgängig zur künstlichen Befruchtung nicht eignen“.

Darwin hat den ihm bekannt gewordenen Fällen, in denen die Selbstbestäubung erfolglos war, große Bedeutung beigelegt, weil es ihm ja darauf ankam, die Notwendigkeit der Fremdbestäubung nachzuweisen (**5**, II, 153). Sie beziehen sich auf mehrere Arten von Oncidium (O. crispum Lodd., O. divaricatum Lindl., O. flexuosum Sims., O. microchilum Batem., O. micropogon Rchb. f., O. sphacelatum Lindl., O. unicorne Lindl.) und auf die Gattungen Notylia, Gomeza, Sigmatostalix und Rodriguezia. Zum Teil gehen sie auf die Berichte von Fritz Müller (**30**) zurück, der seine Beobachtungen in Süd-Brasilien anstellte, und dessen Äußerung, daß bei diesen Arten „Staubmassen und Narbenflächen desselben Stockes als tödliches Gift aufeinander wirken", viel zitiert worden ist. Diese Beobachtungen beziehen sich aber auf so wenige Fälle, daß diese als Ausnahmen von der Regel erscheinen, auch wenn sie sich noch um einige vermehren lassen.

Bei den sehr zahlreichen künstlichen Selbstbestäubungen, die ich in den Orchideenhäusern des Münchener botanischen Gartens ausführte, konnte ich überwiegend einen günstigen Erfolg hinsichtlich der Frucht- und Samenbildung feststellen. Der Prozentsatz der gut ausgebildeten gegenüber den tauben embryolosen Samen war wechselnd; es wurden z. B. sehr wenig taube Samen beobachtet bei Trichosma suavis Lindl., Pleurothallis ruscifolia R. Br. (bei spontaner Autogamie), Spathoglottis plicata Bl. (ebenso), Oncidium excavatum Lindl., Cymbidium Traceyanum Rolfe, 10—15% taube Samen bei Dendrobium nobile Lindl. und Vanda suavis Lindl.; die Mehrzahl der Samen war vollkommen ausgebildet bei Paphiopedilum insigne Pfitz. und Euanthe Sanderiana Schltr., mehr als die Hälfte taub bei Oncidium papilio Lindl., und nur 20—25% gute Samen hatten sich bei Epidendrum Rueckerae Rchb. f., nur 20% bei Pleione lagenaria Lindl. entwickelt. Für Oncidium sphacelatum und O. microchilum konnte ich bestätigen, daß der Pollen auf die Narbe der eigenen Blüte keinerlei befruchtende Wirkung ausübt. Außerdem fand ich Erfolglosigkeit der Selbstbestäubung bei Acampe Loheriana Kränzl. und Aërides quinquevulnerum Lindl. (hier auch bei Nachbarbestäubung) (Sarcanthinae), Brassia verrucosa Lindl. (Oncidiinae), Coelogyne cristata Lindl., C. fimbriata Lindl., C. Massangeana Rchb. f. (Coelogyninae), Lycaste aromatica Lindl. (Lycastinae), Maxillaria lepidota Lindl. und M. luteoalba Lindl. (Maxillariinae). Odontoglossum bictoniense Lindl., O. triumphans Rchb. f. und Oncidium tig-

rinum Llave et Lex. (Oncidiinae), Phalaenopsis amabilis Bl. (Sarcanthinae). Daß bei weiter fortgesetzten Versuchen die eine oder andere dieser Arten sich doch noch als selbstfertil erweisen könnte, geht daraus hervor, daß Beer (1) bei Odontoglossum bictoniense Früchte erzielt hat.

Die Selbststerilität der Blüten gibt sich äußerlich daran zu erkennen, daß längere oder kürzere Zeit nach der Bestäubung die Blütenhüllen welken und vertrocknen, der Fruchtknoten gelblich oder bräunlich wird, anstatt grün zu bleiben, und schließlich die ganze Blüte abfällt. Vorher kann die Säule eine Vergrößerung und auch die charakteristische Verschwellung der Narbe zeigen, die auch bei erfolgreicher Bestäubung oft eintritt, so z. B. bei Oncidium microchilum und Maxillaria lepidota. Bisweilen entwickeln sich auch die sonstigen Postflorationserscheinungen (vgl. **8**; **9**) in derselben Weise weiter wie bei erfolgreichen Bestäubungen; ja bei Phalaenopsis amabilis und Aërides quinquevulnerum bildeten sich sogar gesund aussehende Kapseln aus, die aufsprangen und weißliche Samen entließen, so daß es den Anschein hatte, als habe die künstliche Selbstbestäubung zu guter Fruchtbarkeit geführt. Aber die nähere Untersuchung lehrte, daß alle Samen taub, d. h. embryolos waren. Dieselbe Erfahrung machte ich an den Kapseln von Physosiphon Loddigesii, die sich, wie früher erwähnt, nach spontaner Selbstbestäubung entwickelten: sie enthielten lauter taube Samen. Wahrscheinlich verhält es sich ebenso bei Dendrochilum filiforme Lindl., welches in den Münchener Gewächshäusern ab und zu Kapseln mit tauben Samen ansetzt, doch ist es nicht sicher, ob es sich bei dieser Art nicht vielleicht um Parthenokarpie handelt. Daß bei den Orchideen solche vorkommt, ist schon von C. F. Gärtner (Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung der vollkommeneren Gewächse, Stuttgart 1844, S. 562) angegeben worden. Ein ausgezeichnetes Beispiel davon hatte ich Gelegenheit an der im Münchener botanischen Garten gezogenen Spiranthes elata Rich. näher zu untersuchen. Die grünlichen, nach Nelken duftenden Blüten dieser im tropischen Amerika einheimischen Pflanze bilden lange allseitswendige Ähren und setzten regelmäßig sehr reichliche Kapseln an, die sich öffneten und große Mengen von hellbraunen Samen ausfallen ließen. Ich vermutete zuerst, einen Fall von erfolgreicher Selbstbestäubung vor mir zu haben, fand aber bald, daß die Samen ausnahmslos taub waren; sie bestanden aus einer einschichtigen Samenschale aus Zellen mit blaßbraun gefärbten Wänden und braunen Zellkernen, darin lag, dem Chalazaende genähert, der Rest des Nucellus als längliche Masse von brauner Farbe. Die

Untersuchung der vertrockneten Blüten ergab, daß eine spontane Selbstbestäubung nicht stattgefunden hatte, denn die Pollinien befanden sich immer noch an Ort und Stelle, und die Pollenkörner waren nicht ausgekeimt. Bemerkenswert ist, daß bei dieser Art die Samenanlagen im Fruchtknoten, die sich bei den Orchideen in der Regel erst infolge der Bestäubung ausbilden, schon sehr frühzeitig entwickelt sind; an der jungen, eben aufgegangenen Blüte sind sie bereits völlig ausgebildet, ihr Integument fertig herangewachsen, so daß ihre Befruchtung alsbald stattfinden könnte, wenn eine Bestäubung erfolgte.

Diese Möglichkeit von Parthenokarpie muß bei Untersuchungen über die Folgen der Bestäubung bei den Orchideen wohl beachtet werden, wie ja überhaupt die Feststellung der Beschaffenheit der Samen für die Beurteilung dieser Folgen unumgänglich notwendig ist.

In den Fällen von Selbststerilität fand ich ähnliche Erscheinungen des Absterbens von Pollen und Narbe vor, wie sie von F. Müller (**30; 5** II, 153) geschildert und als Selbstvergiftung aufgefaßt worden sind. Er gibt an, daß bei Oncidium-Arten (flexuosum, micropogon, unicorne u. a.) und bei verschiedenen Arten von Notylia, Gomeza, Sigmatostalix und Burlingtonia (= Rodriguezia) Staubmassen und Narben wie Gift aufeinander wirken, am raschesten bei Notylia, wo gar keine Schlauchbildung eintrete und schon nach etwa 2 Tagen die Staubmassen durch und durch schwarz seien und ebenso die Narben, und bald darauf die Blüten abfielen; bei anderen Arten beginne erst nach 7—8 Tagen, nachdem schon lange Schläuche vorhanden, eine Bräunung der Grenze zwischen Blütenstaub und Narbe einzutreten. Staubmassen einer fremden Art schienen nie, auch wenn sie nicht befruchtend wirken, eine ähnliche giftige Wirkung zu haben. — Daß der eigene Pollen auf der Narbe gar nicht keimt, beobachtete ich bei Acampe Loheriana, Coelogyne Massangeana und Oncidium tigrinum. Die künstlich selbstbestäubten Blüten der erstgenannten Art fielen 46 Tage nach der Bestäubung ab, die ungekeimten Pollinien waren auf der Narbe noch erkennbar. Die Blüten von Coelogyne Massangeana fielen schon nach 14 Tagen ab, an der gebränten, nicht vergrößerten Säule hatte die Narbenfläche eine dunkelbraune Farbe bekommen und die Pollenmasse war dunkelbraun und schmierig geworden. Bei Oncidium tigrinum waren die Blüten nach 49 Tagen vertrocknet, die Säule hatte sich vergrößert, die Narbe war durch Verschwellung geschlossen, ihre Oberfläche durch dunkelbraune Verfärbung der Inhalte einiger Zellschichten geschwärzt, die Pollinien gebräunt. Bei Oncidium sphacelatum war an den nach 15 Tage abgefallenen

Blüten die Säule vertrocknet und gebräunt, von den auf der Narbe liegenden Pollinien hatten nur sehr vereinzelte Pollenkörner kurze Anfänge von Schläuchen getrieben. Auch die nach 23 Tagen abgefallenen Blüten von Maxillaria lepidota, deren Säule sich verlängert und verdickt hatte, fleischig und gebräunt war, wiesen nur wenig ausgekeimte Pollenschläuche auf, die aber in die Narbe eingedrungen waren. Die Blüten von Coelogyne cristata fielen nach 15—23 Tagen ab, an ihnen hatten die Pollenkörner nur an denjenigen Stellen, wo die Pollinien der Narbenfläche auflagen, ausgekeimt und die Pollenschläuche waren nur zum Teil in die Narbe eingedrungen. Bei Coelogyne fimbriata, deren Blüten nach 20 Tagen abfielen, und bei Maxillaria luteoalba, wo dies nach 27 Tagen eintrat, fanden sich massenhafte Pollenschläuche auf der Narbe, sie waren aber in das Narbengewebe nicht hineingewachsen. Endlich bei Oncidium microchilum, dessen Säule an den nach 11 Tagen abgefallenen Blüten die schon erwähnten Wachstums- und Verschwellungserscheinungen zeigte, waren die in großen Massen entwickelten Pollenschläuche ins Narbengewebe eingedrungen. Das Verhalten dieser Art leitet also zu den Fällen über, in denen die Autogamie bis zur Bildung von reifenden Kapseln mit tauben Samen führte, die dann ihrerseits den Übergang zur erfolgreichen Selbstbestäubung bilden.

Ob die von F. Müller und mir beobachtenden Erscheinungen des Absterbens von Pollen und Narbe nach fruchtloser Selbstbestäubung als eine Art von Selbstvergiftung aufzufassen sind, oder lediglich als Anzeichen des fortschreitenden Erschlaffens und der Erschöpfung der Blüten infolge des Ausbleibens des von der Befruchtung ausgehenden Reizes zur Weiterentwicklung, müßte Sache weiterer Untersuchungen sein.

Benutzte Literatur.

1) Beer, J. G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Familie der Orchideen. Wien 1863.

2) Bolus, H., Icones Orchidearum austro-africanarum extra-tropicarum. 3 Bände. London 1893—1913.

3) Crüger, H., A few Notes on the Fecundation of Orchids and their Morphology. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. VIII, 1865, p. 127—135.

4) Darwin, Ch., On various Contrivances by which British and foreign Orchids are fertilised by Insects. London 1862. — Aus dem Englischen übersetzt von H. G. Bronn. Stuttgart 1862.

4a) — Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus. 2 Aufl. Stuttgart. 1877.

5) Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Deutsche Übersetzung. 4. Ausg. 2 Bde. Stuttgart.
6) Delpino, F., Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della Soc. Ital. delle Sci. Nat. in Milano. 1868—1875.
7) Eggers, Baron E., Kleistogamie einiger westindischer Pflanzen. Botan. Centralblatt, Bd. VIII, 1881, p. 57—59.
8) Fitting, G., Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Botanik, 1. Jahrgang, 1909, p. 1—86.
9) — Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. Daselbst, 2. Jahrg., 1910, p. 225—267.
10) Fitzgerald, Australian Orchids, drawn from Nature. 2 Vol. Sidney 1875 bis 1888.
11) Forbes, H. O., On the Contrivances for ensuring Self-fertilization in some tropical Orchids. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. XXI, 1884, p. 538—550.
12) — Wanderungen eines Naturforschers im Malayischen Archipel von 1878 bis 1883. Aus dem Englischen von R. Teuscher. 2 Bde. Jena 1886.
13) Freyhold, E. von, Über Bestäubung und das Auftreten mehrerer Antheren bei Limodorum abortivum Sw. Verh. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 1877, p. XXIII -XXVIII.
14) Gray, Asa, Fertilisation of Orchids through the Agency of Insects. Americ. Journ. of Sci. and Arts, Vol. XXXIV, 1862, p. 420 429.
15) — Structure and Fertilization of certain Orchids. Daselbst, Vol. XXXVI, 1863, p. 292—294.
16) Hart, J. H., Self-fertilisation of Epidendrum variegatum Hook. Gardeners Chronicle, N. S., Vol. XXVI, 1886, p. 11.
17) King and Pantling, The Orchids of the Sikkim-Himalaya. London 1898.
18) Kirchner, O., Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, 1900, p. 348—384.
19) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. 3 Bde. Leipzig 1898—1905.
20) Kränzlin, F., Dendrobieae I in Englers Pflanzenreich, Heft 45, Leipzig 1910.
21) Dendrobieae II. Thelasinae. Daselbst, Heft 50, Leipzig 1911.
22) — Orchidearum genera et species. Chloraeeae. Berlin 1897—1903.
23) — Englers bot. Jahrbücher, Bd. XLIV, 1910, Beiblatt Nr. 101.
24) Merritt, A. J., Notes on the Pollination of some Californian mountain Flowers. Erythea. Vol. V, 1897.
25) Moggridge, J. T., Observations on some Orchids of the South of France. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. VIII, 1865, p. 256—228.
26) — Flora of Mentone. 1867.
27) — Über Ophrys insectifera L. Verh. d. Kais. Leop. Carol.-Ak. d. d. Naturf. (Nova Acta), Bd. XXXV, 1866.
28) Moore, S., Bud-fertilisation in Orchids. Journ. of Botany, Vol. XV, 1877.
29) — Mascarene Orchidology. Journ. of Botany, N. S., Vol. V, 1876, p. 289—292.
30) Müller, Fritz, Notizen über Geschlechtsverhältnisse brasilianischer Pflanzen. Botan. Zeitung, Bd. XXVI, 1868, p. 113.
31) — Über einige Befruchtungserscheinungen. Daselbst, Bd. XXVII, 1869, p. 224—226.
32) — Triandrische Varietät eines monandrischen Epidendrum. Daselbst, Bd. XXVIII, 1870, p. 152—153.

33) Müller, Hermann, Beobachtungen an westfälischen Orchideen. Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande u. Westf. 1868, p. 1—62.
34) — Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881.
35) Nicotra, L., Dell' impollinazione in qualche specie di Serapias. Malpighia. Bd. I, 1898, p. 460—463.
36) Pedicino, N., Sul processo d'impollinazione e su qualche altro fatto nel Limodorum abortivum. Rendic. R. Accad. della sci. fis. e natur. di Napoli. 1874.
37) Porter, E., Note on the Pollination of Epipactis viridiflora Rchb. Bull. Buffalo Bot. Soc. 1896. Auszug in Botan. Gazette, Vol. XXII, 1896, p. 250.
38) Reiche, C., Orchidaceae Chilenses. Ann. mus. nac. Chile, II. Sect. Bot. Vol. XVIII, 1910, p. 1 –84.
39) Reichenbach, G., H. f. Bud-fertilisation in Orchids. Journ. of Botany, Vol. XV, 1877, p. 85.
40) Resvoll, Th. R., Sidt om blomstens bygning og bestövning hos Neottia nidus avis. Biol. Arbejder tilegnede Eug. Warming. Kopenhagen 1911, p. 159—165.
41) Ridley, H. N., The Orchids of Madagascar. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. XXI, 1885.
42) — A Revision of the Genera Microstylis and Malaxis. Daselbst, Bd. XXIV, 1888, p. 308—351.
43) — Notes on Self-fertilization and Cleistogamy in Orchids. Daselbst, Bd. XXIV, 1888, p. 389 –395.
44) Schlechter, R. in Englers Jahrb., Bd. XXXIX, 1907, p. 56.
45) — Daselbst, Bd. XLV, 1911, Beiblatt Nr. 104, p. 36.
46) — Die Orchidaceen von Deutsch-Neu-Guinea. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, herausg. von F. Fedde. Beihefte, Bd. I, Dahlem 1914.
47) Schulze, Max, Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. Gera-Untermhaus 1894.
48) Scott, J., On the individual Sterility and Cross-impregnation of certain Species of Oncidium. Journ. Linn. Soc. Botany, Vol. VIII, 1865, p. 162—167.
49) Silén, F., Blombiologiska iagttagelser i södra Finland. Medd. Soc. pro Fauna et Flora Fennica, Bd. XXXII, 1906, p. 120—134.
50) Smith, J. J., Die Orchideen von Ambon. Batavia 1905.
51) — Die Orchideen von Java. Erster Nachtrag. Bull. du Dep. de l'Agricult. aux Indes Néerlandaises, Nr. XIII, Buitenzorg 1907.
52) — Nova Guinea, Bd. VIII, 1.
53) Thomson, G. M., On the Means of Fertilisation among some New-Zealand Orchids. Transact. and Proc. New-Zealand Inst., Vol. XI, 1878.
54) — Fertilisation of New-Zealand flowering Plants. Daselbst, Bd. XIII, 1880.

Vergleichende Asclepiadeenstudien.

Von **Karl Demeter.**

Mit 15 Abbildungen im Text.

I. Teil: Die Blütenstandsanordnung.

Die Frage nach den Stellungsverhältnissen der Infloreszenz bei Asclepiadaceen hat seit ihrem Bestehen zu den widersprechendsten Behauptungen Anlaß gegeben, für die bis heute noch eine exakte wissenschaftliche Begründung fehlt. Nicht einmal die Grundfrage, ob die

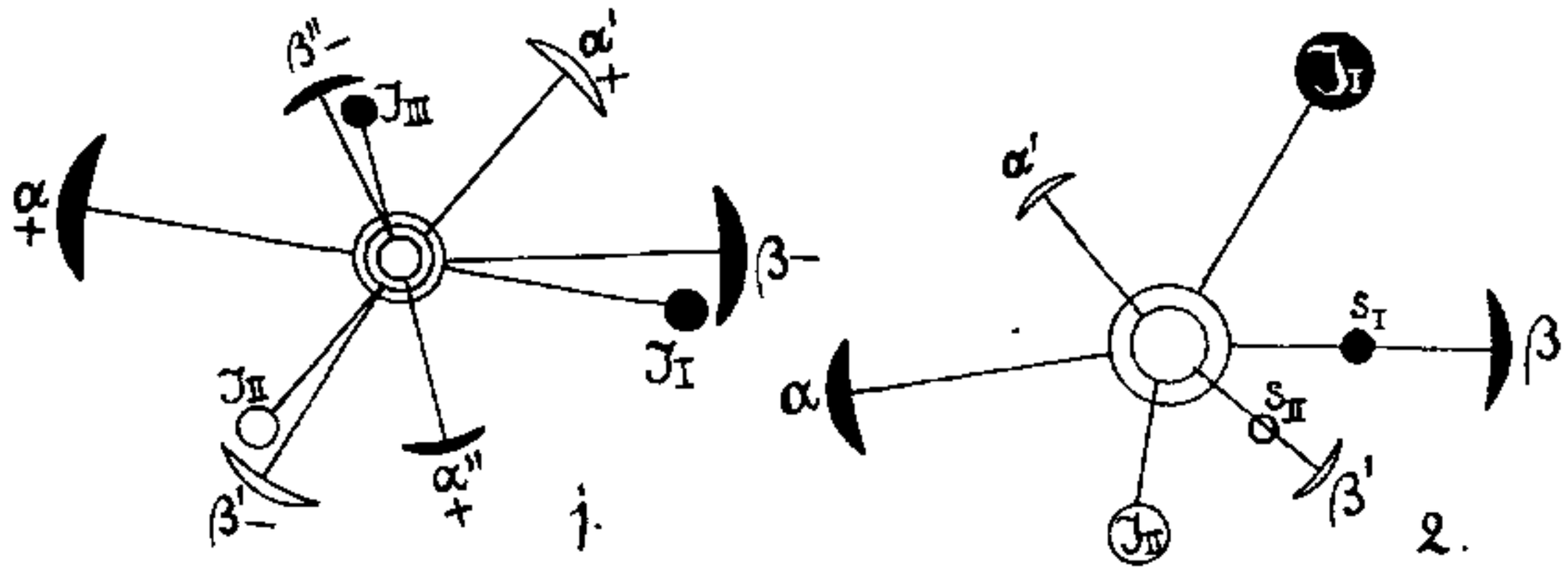


Fig. 1.

Ziff. 1. Vinca rosea. **Es sind drei aufeinanderfolgende Internodien dargestellt. Die Bezeichnungen entsprechen denen von Abbildung 2, nur daß mit JI, JII, JIII, nicht die einzelnen Blüten, sondern die Infloreszenzen des 1., 2. und 3. Knotens bezeichnet werden.**

Ziff. 2. Asclepias curassavica; $^{ge}z.$ **unter Zuhilfenahme eines Mikrotomschnittes.**

blühenden Pflanzen monopodialen oder sympodialen Aufbau zeigen, hat eine einwandfreie Beantwortung gefunden.

An Hand des beigegebenen Diagrammes von Asclepias curassavica, das die Aufeinanderfolge der Organe von zwei übereinander stehenden Knoten darstellt, sei das Aussehen der blühenden Pflanze kurz erläutert (Fig. 1, Ziff. 2).

Die vegetative Pflanze hat dekussierte Blattstellung. Diese erfährt eine wesentliche Änderung beim Auftreten der Blütenstände. Einerseits bilden die Blattpaare keinen Winkel von 90° mehr mit einander, sondern schneiden sich unter einem spitzen Winkel von ungefähr 50°. Andererseits erfährt auch die Stellung der beiden laubigen Vorblätter zu einander selbst eine Störung, indem sie auf die von der Infloreszenz (J_I bzw. J_{II}) abgewendete Seite zusammenrücken und hier einen Winkel von ca. 170° einschließen (siehe $\alpha\beta$ bzw. $\alpha'\beta'$). Die cymös aufgebaute Infloreszenz steht in dem größeren Winkel zwischen den beiden Blättern (190°) und zwar nicht in der Mitte, sondern immer dem einen Blatt näher gerückt als dem anderen (β bzw. β'). Dieses eine Blatt ist durch den Besitz eines Achselsprosses (S_I bzw. S_{II}) gekennzeichnet, sein Winkel mit der Infloreszenz beträgt 60°. Die Blütenstände pendeln nun abwechselnd um den Betrag dieses Winkels nach rechts und links von dem betreffenden β-Vorblatt, sodaß die Infloreszenzen des ersten, dritten und fünften Knotens zum Beispiel ungefähr in eine Orthostiche zu stehen kommen auf der einen Seite, ebenso wie diejenigen des zweiten, vierten und sechsten Knotens auf der anderen. Die Sproßglieder sind also antidrom nach jedem zweiten Internodium.

Hören wir nun, wie sich die Botaniker bis jetzt darüber geäußert haben.

Hochstetter[11]) hält die Blütenpflanze für einfach monopodial und die Infloreszenz selbst für achselständig. Sie gehört jedoch nicht zu dem neben ihr stehenden Blatt, sondern zu dem unter ihr stehendem des nächst älteren Internodiums, „falls von der Berücksichtigung der schraubigen Drehung der Blattpaare Abstand genommen wird", fügt Eichler in seinen Blütendiagrammen ergänzend hinzu. Im übrigen vergleicht Hochstetter diese Blütenstände mit denen von Cuphea, die äußerlich in der Tat nach dem Asclepiadeentypus aufgebaut zu sein scheinen; doch nimmt er auch hier nicht auf die ebenfalls schiefe Stellung der Blattpaare Rücksicht. So erschiene es wohl wünschenswert, wenn auch der Fall von Cuphea in diesem Sinne nochmals eingehender nachgeprüft würde.

Wydler[17]) stellt sich in Gegensatz zu Hochstetter, betrachtet den Blütenstand als ursprünglich terminal und läßt ihn durch den Achselsproß des einen der beiden Blätter zur Seite drängen, wodurch eine wickelartige Verkettung der einzelnen Sproßglieder, also ein Sympodium, zustande kommt. Die Beobachtung einer + und − Seite, sowie die Tatsache, daß die zuerst entstehende Infloreszenz bei Vincetoxicum mitunter gipfelständig ist, indem deren zwei Vorblätter dann jedes einen

die Blütenstandsachse fortsetzenden Achselsproß erzeugen, ferner Betrachtungen über den Blütenanschluß haben ihn zu dieser Behauptung geführt. Doch macht er auch über die schiefe Kreuzung der Blattpaare und ihre Ursache keine Angaben; vielleicht glaubt er, daß mit der Annahme der Sympodialtheorie implicite der Grund für die Verschiebung gegeben ist. Auch Eichler[6]) ist der Ansicht, daß Wydler dies wohl stillschweigend annehme*).

Warming[16]) versucht als erster dem Problem entwicklungsgeschichtlich näher zu treten. Aber auch er konnte, trotz eingehender Vegetationspunktstudien keine Entscheidung über die Grundfrage treffen, ob wir ein Monopodium oder Sympodium vor uns haben. Seine Zeichnungen geben trotz ihrer sorgfältigen Ausführung über diesen Punkt keine Auskunft. Der Grund hierfür liegt auch nicht etwa in einer Lückenhaftigkeit der Abbildungsreihe, sondern ist in der Natur der Sache selbst zu suchen, wie wir später sehen werden.

Eichler[6]) hatte die Idee, die Hochstettersche Verwachsungstheorie in einer noch komplizierteren Form mit der Wydlerschen Anschauung zu verschmelzen. Es würde zu weit gehen, an dieser Stelle auf diese verwickelten Ausführungen Eichlers weiter einzugehen. Bemerken möchte ich nur, daß er von der falschen Behauptung ausgeht, der Blütenstand habe in der Mitte zwischen beiden Blättern seinen Ursprung. Was nun die von Eichler beobachteten Verwachsungen angeht, so hat er nur bedingt recht. Niemals habe ich an normalen blühenden Pflanzen von der Infloreszenz herrührende Verwachsungslinien beobachten können, wohl aber an anormal gebauten Individuen, die dann meist eine gewisse Tendenz zur Verbänderung zeigten. Öfters habe ich z. B. zwei gegenständige Infloreszenzen an einem Knoten beobachtet. Die überzählige zeigte dann jedesmal deutliche Verwachsungslinien, die zum nächst unteren Blattpaar führten. Dieses entbehrte dann zumeist einen Blütenstand oder, wenn nicht, das nächstfolgende untere. Auch habe ich an keiner Pflanze, die nicht auch Spuren von Verbänderung zeigte, die Tatsache eines unvollständigen Anwachsens festgestellt, derart, „daß die Infloreszenz sich schon ein Stück unterhalb der beiden Vorblätter des neuen Sprosses vom Sympodium loslöste“. Wydler[17]) hat seinerzeit auch niemals partielle Anwachsungen bei den drei von ihm untersuchten Vincetoxicum-Arten feststellen können.

---

*) Daß die nämliche Stellung nicht bloß im fertigen Zustand, sondern auch schon in der ersten Anlage zu beobachten ist, kann nicht als Gegengrund gegen das Sympodium gelten, wenn Eichler ihn auch als solchen anführt.

Schumann[13]) hat sich durch eigene Untersuchungen von der Richtigkeit der Warmingschen Abbildungen überzeugt, kann aber auch zu keinem sicheren Schluß kommen und spricht, im Hinblick auf die Dichotomie des Vegetationspunktes, von „den auch sonst vorkommenden Fällen, die auf dem naturgemäß existierenden Grenzgebiete zwischen den beiden Sproßformationen liegen und welche einer objektiven, allgemein gültigen Lösung nicht zugänglich sind". Doch hält er das Anwachsen der Blütenstände infolge der eigenartigen Zweiteilung nicht für unmöglich, andererseits erklärt er sich betreffs der schiefen Blattstellung für die Wahrscheinlichkeit, daß ein sich stark entwickelnder Achselsproß (beim Sympodium) Anlaß zu dieser Verschiebung geben könnte. Dieser letzte Punkt ist sehr wichtig und wir wollen ihn für später im Auge behalten.

Frye[8]) berichtet, daß die Dolden von Asclepias tuberosa terminal seien. Es scheint aber nur eine bloße Behauptung zu sein, nachdem auch die beigegebene Zeichnung völlig unzureichend ist.

In neuester Zeit hat sich kein Autor mehr mit dieser Frage beschäftigt, auch über die am nächsten verwandte Familie der Apocyneen ist nichts Nennenswertes erschienen, obwohl darunter Vertreter sind, die den Asclepiadeen ganz analog gebaute Blütenstandsverhältnisse besitzen, wie z. B. die Gattung Vinca.

Schumann[13]) schreibt eigentümlicherweise unter den Apocynaceen gerade Vinca axilläre Infloreszenzen zu, während er für die anderen sympodiale Struktur vertritt*). Doch wurden auch seine „echten, axillären Einzelblüten" der Gattung Vinca schon sympodial umgedeutet, so von Wydler[17]) und Eichler[6]). Beide halten die blühenden Stengel für ein Sympodium vorzugsweise mit Schraubelwuchs. Diese Deutung, meint Schumann, könne nur theoretischen Wert beanspruchen; der „exakten Beobachtung" nach entstehe die Blüte tief unterhalb des fortwachsenden, dekussierte Blattpaare ausscheidenden Sproßgipfels als echter Seitensproß. Es fragt sich hier nur, was man unter „exakter Beobachtung" versteht; jedenfalls hätte Schumann das Wort „exakt" hier etwas vorsichtiger anwenden müssen.

Ähnlich wie Schumann äußert sich Church[3]). Er kann keine Spur einer Scheinachse finden und behauptet, die Sympodialtheorie sei auf rein akademische Betrachtung gegründet (on purely academic reasoning).

---

*) Darüber, daß die Blütenstände der übrigen Apocynaceen terminal oder ursprünglich terminal sind, kann man nicht im Zweifel sein.

Nach dieser notwendigen historisch-kritischen Betrachtung können wir uns jetzt fragen: Woran ist die Lösung des Problems bis heute gescheitert?

An zwei Dingen; nämlich einmal an der vielfach verbreiteten Sucht, alles in ein gegebenes Schema hineinzuzwängen und dabei unbequemes einfach zu ignorieren, oder als unwesentlich hinzustellen, und das andere Mal an der nicht minder gefährlichen Hartnäckigkeit, mit der eine Frage immer wieder von derselben Seite her angeschnitten wird, anstatt sie auch einmal von einem anderen, ganz neuen Standpunkte aus zu betrachten.

Danach muß bei der Lösung des Problems folgendes als Grundlage dienen: Alle Besonderheiten der blühenden Asclepiadeenpflanze haben in ihrer Gesamtheit die Grundlage der Untersuchung zu bilden. Da ferner, wie die Vegetationspunktstudien Warmings[16]) und Schumanns[14]) darlegen, die Asclepiadeen selbst in ihrem phylogenetisch fortgeschrittenen Stadium keinen Einblick in ihre frühere Entwicklung gestatten, müssen vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Wege beschritten werden. Und in diesem Falle liegt nichts näher, als auf die den Asclepiadaceen so nah verwandte, aber primitivere Familie der Apocynaceen zurückzugreifen. Auch in ihrem Blütenaufbau zeigen diese beiden Familien solche bedeutende Zusammenhänge, daß ältere Botaniker sie zu einer einzigen Familie verschmolzen. Nachdem nun die Entwicklung der Blüten von den Apocynaceen zu den Asclepiadaceen hin eine so geradlinige ist, darf man mit Recht vermuten: wenn die Blüten ein solches Verhalten zeigen, so müssen auch die Infloreszenzen, zum mindesten aber die Vegetationspunkte der Blütenstandsachsen bzw. blühenden Pflanzen den Charakter einer phylogenetisch jüngeren Stufe besitzen.

Besonders naheliegend ist es, hier gerade die Gattung Vinca einer besonderen Betrachtung zu unterziehen, die im äußeren Aufbau den Asclepiadeentypus am genauesten widerspiegelt. Hiervon erscheint wieder Vinca rosea als die passendste; denn wir finden hier eine Inflorenzenz mit zwei Blüten, nicht eine Einzelblüte wie bei Vinca major und minor. Ferner treffen wir auf eine ähnliche Abweichung von der dekussierten Blattstellung (nach dem Auftreten der ersten Infloreszenz) wie bei den Asclepiadaceen, nur mit dem einen Unterschied, daß die Achse der blühenden Pflanze nicht aus antidromen, sondern aus homodromen Gliedern aufgebaut ist (s. Fig. 1, Ziff. 1).

Infolgedessen findet nach dem zweiten Internodium kein Umwenden statt (so daß also die Blattpaare des ersten und dritten Gliedes

sich wieder decken müßten, also $\alpha\beta$ und $\alpha''\beta''$ im Diagrammm), sondern das Blattpaar des dritten Internodiums bildet denselben Winkel (125°) mit dem des zweiten, wie das zweite mit dem des ersten. Für unsere Sympodialtheorie, die wir im Folgenden vertreten wollen, hat dieser Unterschied keine Bedeutung.

Betrachten wir jetzt einmal den Vegetationspunkt von Vinca rosea, wie er in Fig. 2, Ziff. 1 dargestellt ist. Die Wydlerschen bzw. Eichlerschen Bezeichnungen habe ich mit Absicht auch hier an-

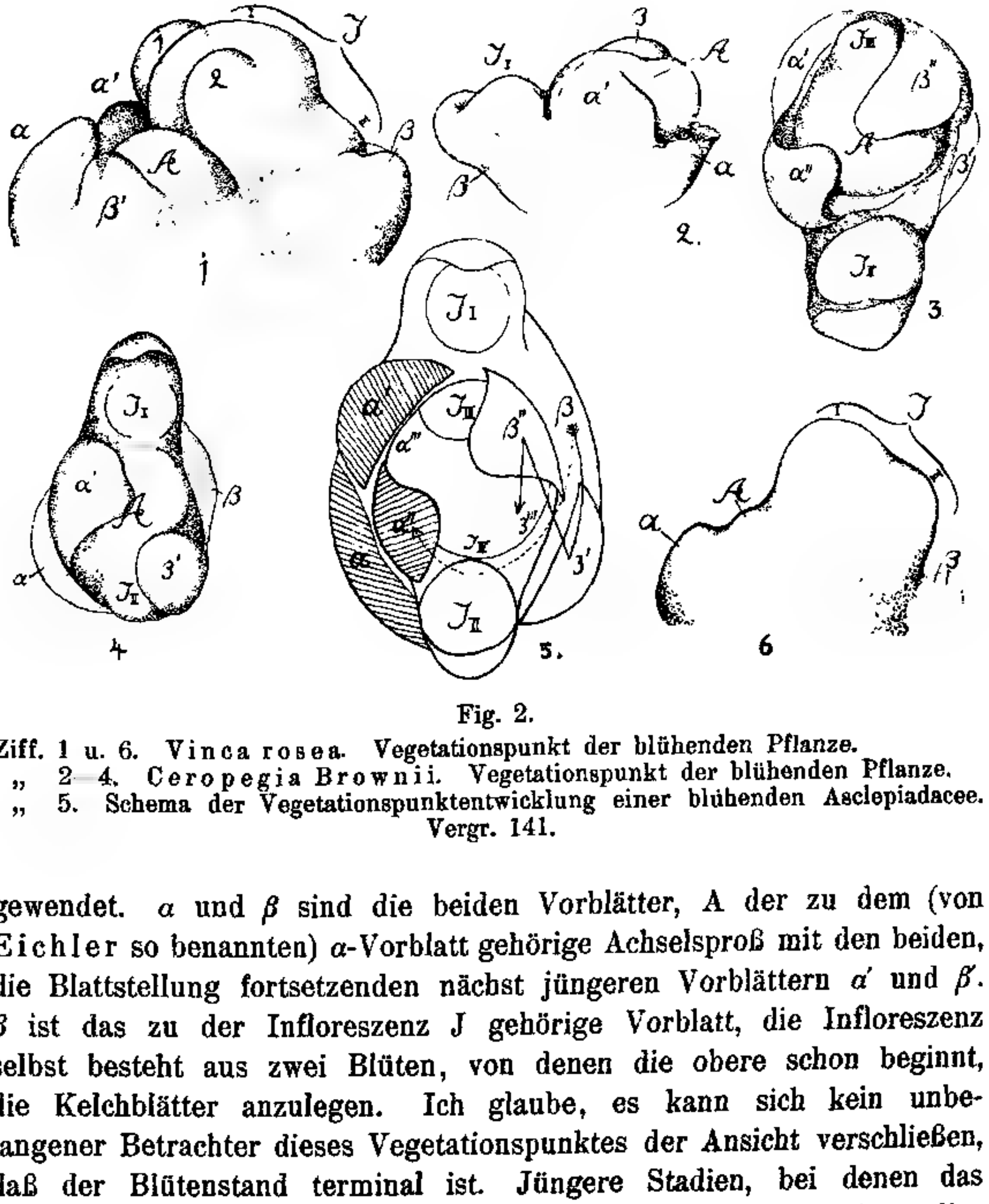


Fig. 2.

Ziff. 1 u. 6. Vinca rosea. Vegetationspunkt der blühenden Pflanze.
„ 2—4. Ceropegia Brownii. Vegetationspunkt der blühenden Pflanze.
„ 5. Schema der Vegetationspunktentwicklung einer blühenden Asclepiadacee.
Vergr. 141.

gewendet. α und β sind die beiden Vorblätter, A der zu dem (von Eichler so benannten) α-Vorblatt gehörige Achselsproß mit den beiden, die Blattstellung fortsetzenden nächst jüngeren Vorblättern α' und β'. β ist das zu der Infloreszenz J gehörige Vorblatt, die Infloreszenz selbst besteht aus zwei Blüten, von denen die obere schon beginnt, die Kelchblätter anzulegen. Ich glaube, es kann sich kein unbefangener Betrachter dieses Vegetationspunktes der Ansicht verschließen, daß der Blütenstand terminal ist. Jüngere Stadien, bei denen das Erscheinen des Achselsprosses noch kaum angedeutet ist, zeigen dies

noch eindrucksvoller (s. Fig. 2, Ziff. 6). Einen weiteren Beleg für die Terminalität der Infloreszenz bei Vinca rosea finde ich auch darin, daß, wenn ein Sproß aus irgend einem Grunde sein Wachstum abschließt, den Sproßabschluß ein Blütenstand bildet. Bei lückenlosen Serienschnitten von Vegetationspunkten blühender Pflanzen unterliefen mir des öfteren endständige Infloreszenzen, ohne daß es mir möglich gewesen wäre, irgend ein den Sproß fortsetzendes Gebilde aufzufinden.

Doch kehren wir zu Fig. 2, Ziff. 1 zurück. Hier ist gerade der Zeitpunkt getroffen, wo der Achselsproß durch seine nun einsetzende mächtigere Entwicklung beginnt die bis jetzt noch bestehende, rechtwinkelige Kreuzung der Blattpaare α' β' mit α β zu stören, so daß der Winkel β — A — β' größer als ein rechter wird, d. h. dieser Vorgang resultiert nicht nur aus dem Wachstum des Achselsprosses allein, sondern auch aus dem Widerstand, den die stark entwickelte terminale Infloreszenz dem Ausdehnungsbestreben des Achselsprosses entgegensetzt. Da dieser selbst noch jünger ist als der Blütenstand, kann man sagen, daß er in den Anfängen seiner Entwicklung eine mehr passive Rolle spielt, die er bei den Asclepiadeen mit einer von Anfang an aktiven vertauscht. Die Richtung, nach der er sich entwickeln kann, ist diejenige, wo ihm am meisten Platz zur Verfügung steht; auf unserer Zeichnung die Seite des Vegetationspunktes, die dem bereits kräftig entwickelten Kelchblatt 1 der ersten Blüte abgewendet ist. Auf diese Weise kann es geschehen, daß die Insertion des Vorblattes α eine Verschiebung zugleich mit einer Drehung erfährt, durch die einerseits die Stellung von α und β im Winkel von 180° gestört wird, andererseits aber auch die beiden Vorblätter des Achselsprosses ihren rechten Winkel mit dem vorhergehenden Blattpaare verlieren. So können dann im fortgeschrittenen Stadium die beiden Blätter nach einer Seite etwas zusammengerückt erscheinen und zwar ist der größere Winkel, wenn er vorhanden ist, auf der Seite, wo die später erwähnte sozusagen „extraaxilläre" jüngere der beiden Blüten zu stehen kommt. Auf dem Diagramm (Fig. 1, Ziff. 1) ist dies so angedeutet, daß die Infloreszenzen nicht direkt vor den Blättern stehen. Diese Verschiebung der beiden Blätter ist ja auch eine bei den Asclepiadeen sehr häufige Erscheinung [vgl. Eichler[10]), p. 258]. Dazu kommt noch, daß der Achselsproß sich nicht senkrecht nach oben erheben kann, da ihm dies die über ihm stehende Blüte I nicht gestattet. Infolgedessen weicht er aus, wächst in einem schiefen Winkel nach oben und verharrt in dieser Stellung solange, bis die beiden Blüten I und II ihr Entwicklungsstadium bis zum Verblühen bzw. Fruchtansatz durchlaufen haben. Erst dann er-

starkt er vollständig und stellt sich tatsächlich in die Richtung des vorhergehenden Internodiums. Dies ist auch der Grund dafür, daß wir hier noch keine sog. „extraaxillären" Blütenstände finden wie bei den Asclepiadeen. Weil nämlich die Infloreszenz das ältere und stärkere Gebilde ist, läßt sie sich nicht so leicht von dem schwächeren Achselsproß auf die Seite hinausdrängen und behauptet den ihr angestammten Platz, bis sie ihren Entwicklungszyklus abgeschlossen hat. Erst von diesem Augenblicke an verwischen sich die letzten noch am Vegetationspunkt zu beobachtenden Spuren der ursprünglichen Endständigkeit des Blütenstandes. Man kann eigentlich drei Stadien unterscheiden: Eines, wo die Infloreszenz die Vorherrschaft hat, ein mittleres, wo sich Blütenstand und Achselsproß die Wage halten, und ein drittes, wo der Achselsproß die führende Stellung einnimmt.

Schon am Ende des mittleren Stadiums beginnt noch eine andere Erscheinung aufzutreten. Bis jetzt lagen die Vorblätter α und β. der Achselsproß A, die Blüten I und II ungefähr in einer Linie (Fig. 2, Ziff. 1). Das ändert sich jetzt, indem die beiden Blüten, die ursprünglich in der Medianlinie der Vorblätter α und β lagen, nun durch den Achselsproß nach außen gedrückt werden. Da sie aber hintereinander keinen Platz finden wegen ihres β-Blattes, das unverrückbar mit der Achse verbunden ist, müssen sie seitlich einander ausweichen und gelangen so in eine transversale Stellung zur Medianlinie, wobei die jüngere der beiden Blüten schon häufig zu einer kleinen „Extraaxillarität" verurteilt wird. Wieweit diese Verschiebungen der beiden Blüten jedesmal gehen, darüber ist keine Norm festgelegt. Ich glaube aber mit Recht darauf hinweisen zu dürfen, daß mit dieser Verschiebung besonders der jüngeren Blüte bereits die erste Andeutung für die sog. „Extraaxillarität" der Asclepiadeen-Infloreszenz gegeben ist. Beifügen möchte ich noch, daß wir bei jedem Wirtel von Vinca rosea eine + und — Seite feststellen können; die geförderte Seite ist diejenige, die den Achselsproß erzeugt. Dies äußert sich auch darin, daß die Blätter dieser + Seite, nämlich die α-Blätter, größer sind als die der — Seite (s. Diagramm). Schon am Vegetationspunkt (Fig. 2, Ziff. 1) kann man sehen, daß Blatt α weiter entwickelt ist als Blatt β.

Nach diesen Ausführungen dürfte es nun sicher nicht zu schwer fallen, durch vergleichende Betrachtung die Analogie mit den Asclepiadeen zu finden. Es läßt sich das ganze Problem mit einem Schlaglicht erhellen. wenn man sich vorstellt, daß das für Vinca erwähnte Stadium I bei der Bildung der Asclepiadeen-Infloreszenz von Anfang an gar nicht durchlaufen wird, sondern sofort am Vegetations-

punkt schon Stadium II erscheint, indem also terminaler Blütenstand und Achselsproß beide zu gleicher Zeit und gleich stark angelegt werden. Oder mit anderen Worten: Die Tendenz des Achselsprosses, die endständige Infloreszenz immer wieder zur Seite zu werfen und sich an ihrer Stelle in die Fortsetzung des Sprosses zu stellen, hat sich dem Asclepiadeen-Vegetationspunkt während der langen phylogenetischen Entwicklungszeit so stark eingeprägt, daß er nun von Anfang an schon am Vegetationspunkt als ein mit der terminalen Infloreszenz quantitativ gleichwertiges Gebilde erscheint.

Diese Tatsache äußert sich in der von Warming[16]) und Schumann[14]) beschriebenen Dichotomie des Vegatationspunktes. Somit haben wir auch den Grund, warum man aus Warmings ausgezeichneten Abbildungen keinen Schluß auf die Terminalität oder Axillarität des Blütenstandes ziehen konnte. Die Ausgestaltung des Infloreszenz-Vegetationspunktes befindet sich eben bereits auf einer phylogenetisch schon sehr weit fortgeschrittenen Stufe, die den ursprünglichen Zustand gar nicht mehr erkennen läßt. Die Asclepiadeen sind das Endglied einer Entwicklungskette, das ohne Kenntnis des vorhergehenden Gliedes unverständlich ist. Dies Prinzip sehen wir an anderer Stelle auch in der Ausbildung der eigenartigen Blüten obwalten*).

Fig. 2, Ziff. 2 zeigt einen Vegetationspunkt von Ceropegia Brownii in Seitenansicht, Ziff. 4 von oben. Blatt β gehört zur Infloreszenz J_I, die bereits eine Braktee angelegt hat; Blatt α ist das zum Achselsproß A gehörige Mutterblatt. Dieser hat ebenfalls schon das die Sproßfolge fortsetzende Blattpaar α'—β' gebildet und schickt sich gerade an, durch eine Einsenkung in der Mitte sich zu halbieren, wobei die rechte Hälfte wieder zu einer Infloreszenz wird (mit dem Vorblatt β') und die linke (mit dem Vorblatt α') das vorhergehende Spiel wiederholt und nun wieder nach der linken Seite die nächste Infloreszenz abgibt. Hätten wir Vinca vor uns, so dürfte jetzt die an dritter Stelle erscheinende Infloreszenz nun nicht über der erst gebildeten erscheinen, sondern müßte wegen der Homodromie der einzelnen Sproßglieder die Infloreszenz II in einem Winkel schneiden, der dem von dem Blattpaar $\alpha\beta$ mit $\alpha'\beta'$ gebildeten ungefähr entspricht. Da wir hier aber antidrome Sproßglieder vor uns haben, kommt das dritte Blattpaar $\alpha''\beta''$ wieder in

*) Es liegt hier derselbe Fall vor, wie Warming[16]) und Goebel[9]) für die Ranken der Ampelideen ausführen. Der ursprünglich sympodiale Aufbau ist hier tatsächlich monopodial geworden, indem die ehedem terminale Ranke aus dem Achsenscheitel selbst durch ungleiche Teilung desselben hervorgeht, wobei der andere Teil die Rebe fortbildet.

eine Orthostiche mit $\alpha\beta$ zu stehen und die zugehörige Infloreszenz J_{III} ebenso über J_I.

Der Grund zur Verschiebung der ursprünglich dekussierten Blattstellung ist aus Fig. 2, Ziff. 4 deutlich zu ersehen. Infolge des mächtig angelegten Achselsprosses A scheint die Infloreszenz I ganz an die Peripherie hinausgedrückt, zwischen die beiden Blätter α und β, so daß sie eigentlich nun da steht, wo sich Blatt α' des Fortsetzungssprosses ungefähr einfinden sollte. Dieses (α') sucht sich nun seinen Platz in der Lücke zwischen α-Blatt und Infloreszenz I, wobei auch Korrelation mitspielen dürfte, insofern, als sich nicht gerade unmittelbar über der nährstoffbedürftigen Infloreszenz ein neues Organ entwickeln kann. So kreuzen sich nun die beiden Blattpaare in einem spitzen Winkel (s. Fig. 2, Ziff. 3), während von dem dritten noch nicht angelegten Blattwirtel Blatt α'' sich zwischen α' und J_{II}, Blatt β'' zwischen β' und J_I einschalten wird, also im wesentlichen wieder über α und β.

Fig. 2, Ziff. 3 zeigt einen anderen Vegetationspunkt von Ceropegia Brownii, der sich in einem etwas fortgeschritteneren Stadium befindet, aber die entgegengesetzt angelegte Infloreszenz zeigt, die oben als J_{II} bezeichnet ist. Die Benennung der einzelnen Organe habe ich der Übersichtlichkeit halber und zum besseren Vergleich so gewählt, als ob dieser Vegetationspunkt sich aus dem soeben beschriebenen entwickelt hätte, wie es auch der tatsächlichen Aufeinanderfolge entspricht.

Fig. 2, Ziff. 5 zeigt das Schema, wie man sich die Herausentwicklung des im zweiten Vegetationspunkt gezeigten Verhältnisses aus dem im ersten gezeigten zu denken hat. Die beiden Orte, an denen das zu J_{III} gehörige Blattpaar erscheinen wird, sind mit α''' und β''' benannt. Man sieht nun deutlich die Antidromie. Denn hätten wir Vinca vor uns, dann müßte das auf β' folgende Blatt, zu dem J_{III} gehört, nicht an der mit β'' bezeichneten Stelle, sondern an derjenigen von α'' sein, in der spiraligen Richtung, wie sie der gestrichelte Pfeil zeigt. Dies ist aber nicht der Fall, sondern die Richtung kehrt zu β'' um, wie der ausgezogene Pfeil dartut. Zu β''' gehört dann die noch nicht angelegte Infloreszenz IV. So können wir also den ganzen Asclepiadeen-Vegetationspunkt durch eine ungefähr in der Medianlinie der Infloreszenzen gezogene Linie in zwei Hälften teilen, eine + Seite mit den α-Blättern (schraffiert), die jedesmal den Achselsproß erzeugen, und eine — Seite, die die β-Blätter mit den Infloreszenzen trägt. Diese (die Infloreszenzen) sind nicht genau in einer Ebene, sondern in einem Winkel von etwas weniger als 180°, je nach Eigentümlichkeit der Art, gegen die β-Blätter zusammengeneigt.

Es sei mir noch gestattet, den in Fig. 2 Ziff. 4 gezeichneten Vegetationspunkt von Ceropegia Browni mit dem von Asclepias syriaca, wie ihn Warming[16]) abgebildet hat, zu vergleichen (Tabelle 4, Nr. 7). Zu diesem Behuf ist die Warmingsche Zeichnung umgekehrt zu orientieren. Dann entsprechen sich die einzelnen Benennungen wie folgt:

$$\left.\begin{array}{rcl} \alpha'\beta' & = & b^1 b^1 \\ J_{II} & = & g \\ b & = & \beta \\ \alpha''\beta'' & = & a^1 a^2 \\ A & = & P \end{array}\right\} \text{der Warmingschen Figur.}$$

Man sieht deutlich, daß die Gattung Asclepias genau dieselben Verhältnisse aufweist wie Ceropegia.

Zum Schluß dieses Kapitels möchte ich noch auf Grund makroskopischer Beobachtungen eine Lanze für die Terminalität der Asclepiadeen-Infloreszenz brechen.

Zunächst sei auf eine nicht zu übersehende Besonderheit aufmerksam gemacht, die ich besonders an Infloreszenz-Sprossen von Asclepias curassavica beobachtet habe. Dort besitzt von jedem Blattpaar immer das auf der — Seite befindliche Blatt eine kräftige Achselknospe, die wohl ohne weiteres dem Achselsproß der + Seite, der die endständige Infloreszenz zur Seite gedrängt hat, als morphologisch gleichwertig betrachtet werden kann. Man findet allerdings nicht selten auch in den Achseln der + Blätter kleine Knospen, wodurch jedoch obige Behauptung nicht hinfällig wird; denn Beiknospen sind für die Asclepiadeen keine seltene Erscheinung. Außerdem sind diese Beiknospen auch dadurch von den normalen der — Blätter unterschieden, daß sie an Größe weit hinter denen des entsprechenden — Blattes zurückstehen.

Schließlich sei eine Beobachtung von Wydler[17]) der Vergessenheit entrissen, die er in Flora 1857 (p. 3) beschreibt und in Fig. 2 abbildet. Es handelt sich um eine terminale Infloreszenz, die bei stärkeren Exemplaren von Vincetoxicum officinale besonders gegen den Herbst hin erscheint. Sie befindet sich in der Gabel zweier Seitenzweige, die ihrerseits aus der Achsel desjenigen Blattpaares entspringen, das der untersten (und zugleich ersten) Infloreszenz unmittelbar vorausgeht. Mir selbst war es leider nicht vergönnt, diese Beobachtung an den mir zugänglichen Exemplaren zu machen; ich möchte aber auf Fig. 3, Ziff. 1 hinweisen, die ganz dasselbe Bild für Asclepias curassavica wiedergibt, wie es Wydler für Vincetoxicum zeichnet. Diese endständige Infloreszenz in der Gabel zweier Seitentriebe erschien spontan an einem einzigen Individuum der für experimentelle Zwecke von mir

kultivierten Pflanzen von Asclepias curassavica. Die Ursache dieser plötzlichen Änderung entzog sich leider der Beobachtung und so gelang es auch nicht, diese Erscheinung experimentell zu wiederholen. Von der Gattung Asclepias neigt besonders Asclepias Cornuti dazu, spontan endständige Infloreszenzen zu bilden, was ich bei den im Freiland des Gartens gezogenen Exemplaren sehr gut beobachten konnte. Besonders häufig trat der Fall auf, daß der Blütenstand den Endabschluß des

1 2

Fig. 3. Asclepias curassavica.

Ziff. 1. Gabelige Verzweigung. Vergr. $^1/_3$.
„ 2. Experimentell erzeugte endständige Infloreszenz. Vergr. $^2/_3$.

Sprosses bildet, während der Achselsproß, anstatt sich mächtig zu entwickeln, im Wachstum zurückbleibt und schließlich verkümmert.

Diese Erscheinung leitet über zu den Ergebnissen, die ich auf experimentellem Wege bei Asclepias curassavica erhalten habe.

Experimentelles.

Insgesamt wurden für diese Zwecke, von der oben erwähnten abgesehen, 62 Topfpflanzen von Asclepias curassavica herangezogen. Der leitende Gedanke dabei war, durch irgend ein Mittel den Achselsproß der + Seite zu beeinflussen und zwar derart, daß er überhaupt nicht

mehr ausgebildet wird, oder zum mindesten nicht mehr die Kraft findet, die Infloreszenz auf die Seite zu werfen. Dies gelang am besten durch Hungerkultur, indem nur soviel Wasser gereicht wurde, als zur Erhaltung des Lebens unbedingt notwendig war; dadurch sollten dem Achselsproß die zu seinem üppigen Wachstum notwendigen Baustoffe entzogen werden. Mit dieser Behandlung kombinierte ich auch Entblättern der + bzw. — Seite und vollständiges Entblättern bis zum letztentwickelten, aber bereits assimilationstüchtigen Blattpaar. Von den insgesamt 62 Pflanzen beließ ich bei 30 den normalen Habitus, bei je 10 entfernte ich die + bzw. — Blätter und bei 12 alle bis auf die obersten. Mit der Kultur wurde begonnen Anfang April; die folgende Tabelle zeigt das Ergebnis Ende August desselben Jahres (1920).

	Gesamtzahl	vertrocknet	mit endständ. Infloreszenz	ohne endständ. Infl., normal
I. normal belassene	30	6	4	20
II. — Blätter entfernt	10	5	1	4
III. + Blätter entfernt	10	1	4	5
IV. fast ganz entblättert . . .	12	7	1	4

Wie die Pflanzen mit endständiger Infloreszenz aussahen, zeigt Fig. 3, Ziff. 2 (a = Achselsproß); sie erinnert an die bereits bei Asclepias Cornuti erwähnte Erscheinung. Die abgebildete Pflanze entstammt der Kultur von Rubrik III, also denen, die der + Blätter beraubt wurden. Hier ist es auffallend, daß sich die beiden Typen, der künstliche und der normale, fast die Wage halten; jedenfalls ist es hier am besten gelungen, durch Kombination der Hungerkultur mit Entblätterung der + Seite die Bildung des Achselsprosses hintanzuhalten. Daß natürlich manche der Versuchspflanzen bei dieser Behandlung vertrockneten und zugrunde gingen, ließ sich nicht vermeiden und liegt in der Natur der Sache.

Ein anderer Versuch sollte zeigen, ob sich nicht auch der Achselsproß der — Seite zu ebenso kräftiger Entwicklung veranlassen ließe, wie jener der + Seite (um also die von Wydler[17]) erwähnte gabelige Verzweigung zu bekommen). Zu diesem Zwecke unterzog ich 25 Stück von Asclepias curassavica während der Monate August—September 1920

der Kohlensäurekultur. Aber leider zeitigte der Versuch kein Ergebnis; der Gruud hierfür ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, daß während der wochenlangen Regenperioden dieser Monate die dargebotene Kohlensäure infolge Lichtmangels nicht zur Wirkung kam.

II. Teil. Gynostegiumentwicklung und Klemmkörperbildung.

Die folgenden Untersuchungen können nicht den Anspruch machen, erschöpfend zu sein, sondern bezwecken nur, einen Weg zu weisen, wie man die mannigfaltigen Erscheinungen in der Ausbildung des Griffelkopfes bzw. Gynostegiums bei den Apocynaceen und Asclepiadaceen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt betrachten kann.

1. Kapitel. Die Reduktion der Pollenfächer auf zwei.

Das Andröceum der Asclepiadaceen zeichnet sich dadurch aus, daß jede Anthere nur 2 Pollenfächer besitzt, in denen je 1 Pollinium gebildet wird. Nur bei der Gattung Secamone haben wir gedoppelte Pollinien. Es ist fraglich, ob dies ein Zeichen für Primitivität ist, insofern, als es hier noch zu keiner Reduktion gekommen ist, oder ob sich hier die Pollinien, früher auch einfach, nun sekundär wieder, etwa durch eine „falsche Scheidewand“*), verdoppelt haben. Letzteres wäre nicht unwahrscheinlich, wenn man annimmt, daß die Zweizahl der Pollenfächer doch ursprünglich dadurch entstanden ist, daß ein Loculament steril blieb und die Baustoffe dafür anderen Zwecken dienstbar gemacht wurden. Dieser andere Zweck wäre nämlich die Ausbildung der sog. „Leitschienen“, die schon bei den Apocynaceen in der Unterfamilie der Echitoideae eine Rolle spielen. Leider ist es mir nicht gelungen, Bestimmtes über die Entwicklungsgeschichte dieser gedoppelten Pollinien zu beobachten, da mir nur Herbarmaterial zur Verfügung stand.

*) In diesem Zusammenhange möchte ich auf eine Erscheinung hinweisen, die ich bei Thevetia neriifolia, einer Apocynacee, beobachtete. Hier entwickelt sich nicht der ganze Inhalt des Pollensackes zu Pollen, sondern bei Bildung der Pollenmutterzellen bleiben sterile Gewebsplatten zurück, die brückenförmig von der einen zur anderen Wand des Pollenfaches ziehen, ganz so wie bei gewissen Onagraceen (s. Goebel 9, p. 731). Vielleicht könnten sich auf dieselbe Weise die Pollinien von Secamone gedoppelt haben, indem sich bei der Brückenbildung ein gewisses System ausgebildet hat und die Platten eine gemeinsame Richtung einnehmen.

Um uns aber eine Vorstellung über die Art der Reduktion von vier Pollenfächern auf zwei zu machen, halten wir uns an einen Vergleich mit den erwähnten Apocynaceen (bzw. Echitoideae). Die Anthere von Apocynum cannabinum zeigt folgendes Bild (s. Fig. 6, Ziff. 2): Sie ist dithecisch, mit je zwei Loculamenten. Von diesen ist jedesmal das Innere mächtiger entwickelt als das Äußere, sowohl was den Durchmesser betrifft als die Länge. Insbesondere reicht das äußere Loculament nicht so weit nach unten wie das innere, dafür ist es aber in einen schwanzartigen Fortsatz (s) verlängert, während sich zugleich der Außenrand leistenförmig verdickt (l). Schumann [13]) sagt wohl nicht ganz richtig, die äußeren Loculamente seien im Gegensatz zu den inneren nicht bis zum Grunde mit Pollen angefüllt. Wenn er die schwanzartigen Fortsätze selbst noch zum Loculament rechnet, dann stimmt das schon: doch müßte er dann dasselbe auch von den inneren Fächern behaupten und in diesem Falle würde dann die Apocynum-Anthere ganz den Charakter einer versatilen Anthere bekommen, bei der die basalen Hälften steril geworden und anderen Zwecken dienstbar gemacht sind.

Uns interessiert hier die Ursache der Sterilität und da wieder besonders die Sterilität des äußeren Loculaments wegen der Schlüsse, die daraus auf die Asclepiadaceen gezogen werden können. Es ist zu beachten, daß dort, wo keine geschwänzten Antheren und Leitschienen vorhanden sind, auch die Pollenfächer alle gleichmäßig mit Pollen angefüllt sind, während da, wo die Theken schwanzartig verlängert und ihre Ränder leistenförmig verdickt sind, die äußeren Loculamente nicht „bis zum Grunde“ mit Pollen gefüllt sind. Dieses gilt im allgemeinen für die Echitoideae*), jenes für die Plumieroideae. Es ist ein deutlicher Beweis für die innige Beziehung zwischen beginnender Ausbildung von sog. Leitschienen und Sterilwerden der äußeren Loculamente. Denken wir uns dies noch gesteigert, dann haben wir die mächtig ausgebildeten Leitschienen der Asclepiadaceen bzw. Cynanchoideae und das gleichzeitige gänzliche Verschwinden der äußeren Pollenfächer.

Engler [7]) kommt zu demselben Resultat durch rein ontogenetische Betrachtungen und sagt: Es werden nur zwei Fächer angelegt und

*) Eine Ausnahme, die ich bei Nerium Oleander fand, spricht nicht dagegen. Dort sind nämlich trotz der pfeilartigen geschienten Antheren beide Pollenfächer ganz gleichmäßig tief mit Pollen gefüllt. Aber einmal ist der Durchmesser des äußeren Faches ein geringerer und dann kann auch der Fall eingetreten sein, daß der Pollen des äußeren Faches, wenngleich äußerlich normal ausgebildet, nicht bestäubungsfähig ist. Dies wäre auch noch für Apocynum cannabinum zu untersuchen.

zwar sind dies die beiden vorderen, die deshalb allein zur Entwicklung gelangen, weil zur Zeit, wo die Bildung der Pollenmutterzellen beginnt, die hintere Hälfte des Staubblattes noch nicht vollständig entwickelt ist. Engler meint aber, entgegen den obigen Untersuchungen, daß die hinteren Pollenfächer zur Bildung des blumenblattartigen Anhängsels verwendet würden. Von der Beziehung zu den Leitschienen erwähnt er gar nichts.

Eine Sonderstellung nimmt in dieser Beziehung bei den Asclepiadaceen die Unterfamilie der Periplocoideen ein. Hier ist die obenerwähnte Beziehung zwischen Leitschienen und äußeren Loculamenten ganz besonders auffallend, weil im umgekehrten Sinn vorhanden. Denn Periploca ist eine Asclepiadacee, hat aber keine Leitschienen, konsequenterweise haben sich jedoch auch wieder die normalen Theken mit zwei Loculamenten eingestellt, die alle gleichmäßig mit Pollen angefüllt sind. Aus diesem Grunde halte ich Schumanns [13, 14]) Parallelisierung der Plumieroideae-Periplocoideae einerseits — der Echitoideae-Cynanchoideae andererseits für sehr berechtigt.

Bezüglich der Anordnung der Pollinien innerhalb der Antheren und ihrer Lagebeziehung zu den Klemmkörpern findet Schumann [13]) zweierlei verschiedene Arten, nach denen die Unterfamilie der Cynanchoideae wieder aufgeteilt werden kann. Die eine Gruppe (A) umfaßt alle jene Gattungen, bei denen sich die Pollinien im sog. „Grundkörper", dem mit den Leitschienen ausgestatteten Teil der Anthere, befinden (wobei die Pollinien von den Armen des Klemmkörpers herabhängen), die andere Gruppe (B) alle jene Gattungen, bei denen die Pollinien sich im sog. „Endkörper", einem Konnektivfortsatz der Anthere, befinden (wobei die Pollinien an den Armen des Klemmkörpers aufrecht oder mindestens horizontal stehen). Die Sache mit dem „Endkörper" klingt unwahrscheinlich. Was zunächst die Stellung der Arme zu den Pollinien betrifft, so kommt der Unterschied doch in erster Linie davon, daß bei den einen (z. B. Vincetoxicum) der Klemmkörper mehr am oberen Rand des konischen Griffelkopfes ausgeschieden wird, während bei den anderen (z. B. Ceropegia) der Klemmkörper mehr am unteren Rand des Griffelkopfes gebildet wird. So geschieht es, daß im ersten Fall die Pollinien unterhalb der Klemmkörper, im zweiten Fall seitlich oder oberhalb der Klemmkörper zu liegen kommen. Es ist hier nicht etwa eine nachträgliche Verlagerung der Klemmkörper eingetreten, sondern dieser Zustand findet sich schon im Jugendstadium. Die Tatsache, daß das Pollinium höher am Gynostegium als der Klemmkörper angebracht ist, berechtigt also nicht zur Behauptung, daß bei Gruppe B

die sporogene Schicht höher hinauf in den Konnektivfortsatz verlegt wäre. Außerdem können doch auch die Antheren in ihrer Gesamtheit höher am Griffelkopf angebracht sein; der Endeffekt in der Lagebeziehung zum Klemmkörper ist der gleiche. Schließlich können sich die beiden Vorgänge miteinander kombinieren.

Wenn man die Antheren von Ceropegia entwicklungsgeschichtlich untersucht, erhält man entschieden nicht den Eindruck, als ob derjenige Teil, in dem sich die Pollenmutterzellen gerade differenzieren, der Konnektivfortsatz wäre, sondern das Bild der jungen Ceropegia-Anthere weist zweifelsohne eine Ähnlichkeit mit der von Vincetoxicum auf. Bei beiden ist oberhalb der Pollinien eine Einschnürung zu verzeichnen, die nach Schumann[13]) immer den „Grundkörper“ vom Konnektivfortsatz trennt. Sollte die Einschürung, die auch bei Ceropegia den sporogenen Teil der Anthere vom Konnektivfortsatz trennt, nicht morphologisch genau dasselbe sein wie bei Vincetoxicum auch? Freilich, an der ausgewachsenen Anthere ist davon nichts mehr zu sehen. Dies läßt mich vermuten, daß Schumann hier die Entwicklungsgeschichte nicht befragt hat.

Aber angenommen, Schumann hätte mit seiner Ansicht von der Verlegung der sporogenen Schicht in den Konnektivfortsatz wirklich recht, dann würde die schon bei den Echitoideae einsetzende Ausbildung der Leitschienen auf Kosten des sporogenen Gewebes soweit fortgeschritten sein, daß bei völliger Sterilität der eigentlichen Anthere ein „so untergeordnetes Organ“ wie der Konnektivfortsatz zur Pollenerzeugung herangezogen wird.

2. Kapitel. **Die fünfkantige Gestalt des Griffelkopfes.**

Diese ist bereits bei den Apocynaceen zu beobachten und zwar bei der Unterfamilie der Echitoideae. Sie zeigt bei allen ihren Vertretern eine feste Verbindung des Andröceums mit dem Narbenkopf, während die Plumieroideae keinen oder nur einen sehr losen Zusammenhang aufweisen. Uns interessiert hier zunächst nicht die Tatsache des Zusammentretens der Antheren mit dem Griffelkopf in ihrer Einwirkung auf die Gesamtblüte, sondern die Veränderung der äußeren Gestalt des Griffelkopfes allein, die schon bei den Echitoideae eingeleitet wird und bei den Asclepiadaceae ihre höchste Ausbildung erreicht.

Das Eigenartige ist nämlich, daß der Narbenkopf die Form eines fünf- (bzw. zehn-)seitigen Konus zeigt, während er in seinem ganzen inneren Aufbau zweiteilig ist, ebenso wie das Gynäceum auch, das aus

zwei Fruchtblättern besteht. Auf welche Weise erklärt sich dieser Widerspruch des inneren Aufbaues mit der äußeren Gestalt?

Zur Lösung dieser Frage sei wieder auf die primitiveren Verhältnisse bei den Apocynaceen zurückgegriffen. Und hier bekommen wir schon einen Wink, der uns die Lösung des Rätsels weist, wenn wir beachten, daß der Narbenkopf nur da eine normale drehrunde Form besitzt, wo die Antheren in keiner festen Verbindung mit ihm stehen. (Der Umstand, daß der Narbenkopf, obwohl aus zwei Griffeln gebildet, nun nicht auch äußerlich zweiteilig ist, sondern einen annähernd kreisrunden Querschnitt zeigt, braucht uns nicht weiter zu beirren; denn embryonales Gewebe, dem durch mechanische Einflüsse kein Zwang angetan wird, hat wohl meist das Bestreben, sich nach allen Richtungen gleichmäßig auszudehnen. Apikal wird der Griffelkopf immer von einem zweilappigen Gebilde abgeschlossen, in das sich die Gefäßbündel des zweiteiligen Griffels bzw. Fruchtknotens fortsetzen.) Also sind es die Antheren, die durch ihre mit dem Griffel eingegangene Verbindung ursächlich die äußere Gestalt desselben bestimmen. Und zwar ist es speziell der Druck, den die Staubblätter der freien Entwicklung des Griffelkopfes entgegensetzen; sie hemmen ihn an den Stellen, wo sie in Form der vorspringenden Theken in die Blütenhöhle hineinragen und gestatten eine Weiterentwicklung nur da, wo ihre Formen von der Blütenhöhle zurückspringen, also am Konnektiv und ganz besonders an der Begrenzung zweier benachbarter Staubbeutel. Die innere Oberfläche des Antherenringes ist die Form, in die gewissermaßen das plastische Material des Griffelkopfes hineingegossen wird. Auf diese Weise erhalten wir einen fünf- bzw. zehnteiligen Narbenkopf, der entwicklungsgeschichtlich in dem Moment diese Form annimmt, wo er bei einsetzendem Längenwachstum an die Antheren stößt.

Daß es wirklich auch der Druck der Antheren ist, der die Vielkantigkeit des Griffelkopfes bedingt, ließe sich beweisen durch einen Versuch, der normalen Entwicklung eines derartigen Griffelkopfes in die Arme zu fallen und im geeigneten Augenblick seinem plastischen Gewebe die Form hinwegzunehmen, in die es sich hineinpreßt. Dann müßte es sich, wenn wirklich die Antheren gestaltbestimmend sind, nach Wegfall dieser Hemmungen zu einem gewöhnlichen runden Narbenkopfe auswachsen. Man könnte nun daran denken, an einer entsprechend jungen Blüte einfach die jungen Antheren herauszupräparieren und dann an der ausgewachsenen Blüte zu beobachten, wie sich der Griffelkopf nun ohne Einwirkung der Antheren ausgebildet hat. Ich versuchte dies mit vieler Mühe bei Asclepias curassavica unter Zuhilfe-

nahme des Präpariermikroskopes, bekam aber leider kein Resultat, weil die Operation für die noch äußerst zarte Blüte immer „letal" verlief. Schon im frühesten Jugendstadium stellt sich die Verbindung zwischen Griffel und Staubblättern ein und diese embryonalen Gewebe ertragen naturgemäß weder ein Herausnehmen der Antheren noch ein Abtöten mit heißer Nadel. Die Blüten gingen alle am Vertrocknen zugrunde, nachdem ja bereits das gewaltsame Öffnen der fest zusammenschließenden Blumenblätter einen sehr rohen Eingriff bedeutet.

Da kam mir die Natur selbst zu Hilfe. Die Blüte von Amsonia Tabernaemontana tut das von selbst, was ich gewaltsamer Weise bei Asclepias curassavica versuchte. Zu einer Zeit, wo der Griffelkopf noch in vollster Entwicklung begriffen ist, wird er von seiner Umklammerung durch die Staubbeutel befreit, indem sich diese durch Vermittlung der sich streckenden Blumenkrone allmählich von ihm abheben.

War er bis zu diesem Moment noch ausgesprochen fünf- bzw. zehnkantig, so verliert er nach Ablösung der Antheren diese Form vollständig und entwickelt sich zu einem drehrunden Gebilde wie die andern Plumieroideae-Griffel auch. Das zeigt, daß die Kantigkeit des Griffelkopfes ursächlich durch den Konnex mit den Antheren bedingt ist und verschwindet, sobald diese Verbindung zu einer Zeit aufgehoben wird, wo der Narbenkopf seine Entwicklung noch nicht abgeschlossen hat. Die Tatsache, daß ein Griffel seine Form durch die Antheren bekommt, dürfte in der Botanik auch sonst nicht selten sein, wenn auch nicht gerade häufig. Ich erinnere an den Griffel der Proteaceen, der durch ein enges von vier Staubblättern gebildetes Rohr hindurchgepreßt wird und dabei eine achtkantige Form erhält, wie Volkens[15]) in der Schwendener-Festschrift beschreibt.

3. Kapitel. **Die eigentliche Narbe.**

Sie stellt sich bei den Asclepiadaceen nicht etwa als die ganze Oberfläche des Griffelkopfes dar, sondern beschränkt sich auf dessen Unterseite, wo sie bei den Periplocoideae ringförmig ausgebildet ist. Diese ringförmige Ausbildung erfährt bei den Cynanchoideae eine Modifikation, indem sie jedesmal bis zu dem die Klemmkörper ausscheidenden Drüsengewebe nach oben hin ausstreicht und so früheren Beobachtern die Veranlassung gab, die Narbe auf fünf Stellen zu beschränken, die mit den Antheren alternierten. Jedenfalls kann man aber von fünf vertikal verlaufenden Streifen sprechen, von denen die obere Hälfte zur Bildung der Klemmkörper bestimmt ist, während der von hier nach unten bis zum Ansatz der beiden Griffel verlaufende

Teil zur Narbe gerechnet werden muß. Wie ist wohl diese Gestaltung der Narbe phylogenetisch zustande gekommen und wie erklärt sich die Arbeitsteilung dieser fünf Streifen wiederum in einen oberen, die Translatoren ausscheidenden und einen unteren empfängnisfähigen Teil?

Um diese Frage zu beantworten, möge wieder auf die primitiveren Verhältnisse bei den Apocynaceen zurückgegriffen werden. Die äußere Gestalt des Narbenkopfes gleicht hier oft einem längeren Zylinder (Vinca rosea), einem walzenförmigen Ellipsoid (Apocynum) oder einer mehr oder minder flachen kreisrunden Schachtel (Vinca major, minor, Amsonia). Oft ist der untere Rand des Zylinders oder der Schachtel in einen häutigen Saum ausgezogen, der z. B. bei Vinca rosea eine

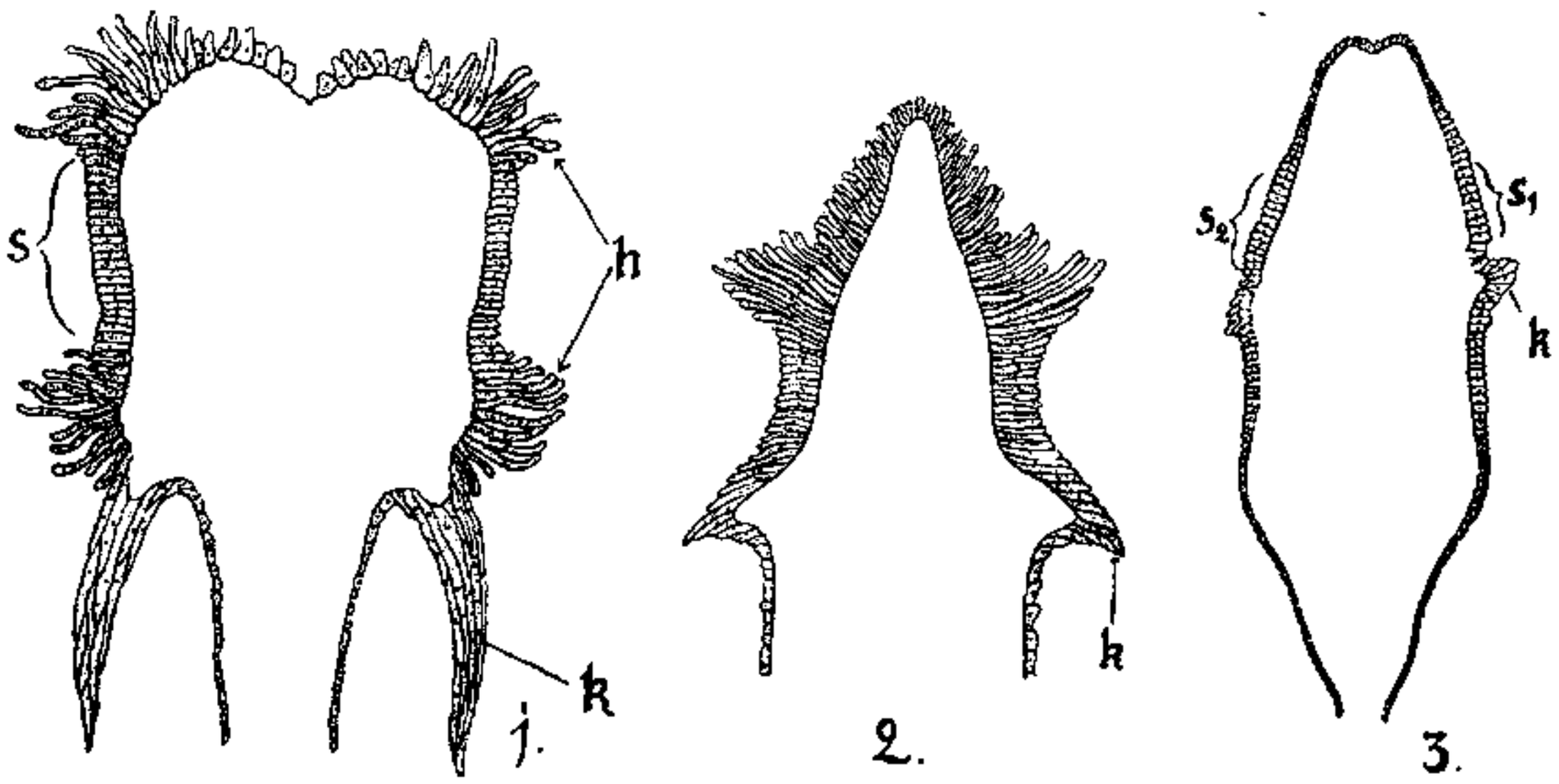


Fig. 4. Längsschnitte durch Griffelköpfe.
Ziff. 1. Vinca rosea. Vergr. 56. Ziff. 2. Nerium Oleander. Vergr. 41.
Ziff. 3. Apocynum cannabinum. Vergr. 41.

ansehnliche Entwicklung erfährt. Betrachten wir zuerst einen Vertreter der ursprünglicheren Plumieroideen, nämlich Vinca rosa. Fig. 4 Ziff. 1 zeigt einen Längsschnitt durch die Mitte des zylindrischen Griffelkopfes. Dieser schließt nach unten mit einem mächtig entwickelten Hautsaum (k) ab, der an einen Kragen oder ein umgestülptes Becherglas erinnert. Oberhalb dieses Kragens ist die ganze Seitenfläche des Zylinders dicht mit Papillen besetzt, die aber nicht alle gleichmäßig gebaut sind. Oben und unten befindet sich nämlich ein Ring längerer Haare (h), die ein viel breiteres Band kürzerer säulenförmiger Papillen (s) einschließen. Übergänge von den langen Haaren zu den Säulenpapillen sind vorhanden. Diese Säulenzellen sind es nach Hildebrand[10]), p. 274, ganz besonders, die den für die Bestäubung notwendigen Klebstoff absondern.

Von Wichtigkeit dürfte meiner Ansicht nach auch sein, daß der Kragen entwicklungsgeschichtlich von nichts anderem als Papillen abstammt. Bei Vinca rosea ist es in fertigem Zustande nicht mehr ganz deutlich, ebenso bei Amsonia; bei dem Griffelkopf von Nerium Oleander jedoch sieht man ganz deutlich, daß der Kragen aus Zellen gebildet ist, die den anderen Papillen gleichwertig sind (Fig. 4, Ziff. 2). Sie sind ebenso wie die Schleimpapillen durch ihre etwas gelbe Farbe deutlich von dem anderen Griffelgewebe unterschieden.

Über den Vorgang der Bestäubung verweise ich auf Delpinos Ausführungen[5]) und Hildebrands Kommentar dazu, mit den vorzüglichen Figuren[10]). Meine eigenen Untersuchungen hatten hauptsächlich den Zweck, festzustellen, wo sich das eigentliche belegungsfähige Narbengewebe befindet, und nachzuprüfen, ob tatsächlich der Kragen die Hauptrolle beim Gelingen der Bestäubung spielt. Die Bestäubung selbst führte ich nach Angabe Delpinos mit einer Borste aus. Das Ergebnis war, daß es überhaupt keine Partie am ganzen Griffelkopf gibt, wo nicht der Pollen gekeimt und eingedrungen wäre, überraschenderweise auch auf der Griffeloberseite, die in praxi wohl nie dafür in Betracht kommt. Die Untersuchungen wurden an Hand von Mikrotom-Quer- und Längsschnitten gemacht, die mit Heidenhains Hämatoxylin und Lichtgrünnelkenöl gefärbt waren. Prozentual die meisten Pollenkörner waren am unteren Kranz der langen Haare unmittelbar über dem Becher gekeimt, dann folgten der obere Kranz und das dazwischen liegende breite Band des Zylinderepithels, dann der innere und äußere Rand des Kragens und zuletzt die Griffelkopfoberseite. Aber nicht nur vertikal gibt es keine Ausnahme, sondern auch horizontal nicht, so daß etwa der Narbenkopf nur da, wo der Insektenrüssel zwischen den Staubblättern hindurchgeführt wird, belegungsfähig wäre. Denn etwas anderes kann von Schumann[13]) nicht gemeint sein, wenn er von fünf Stellen der ringförmigen Zone spricht, die zur Belegung mit Pollen bestimmt sind. Freilich in der Natur wird der Fall nicht zu häufig eintreten, wo der Pollen an anderen als an den durch die Lücken zwischen den Antheren bestimmten fünf Orten abgestreift wird. Dies bedingt aber noch lange nicht, daß die Partien dazwischen steril wären. Sie können es wohl einmal werden im Laufe der phylognetischen Entwicklung, wenn sie infolge der eintretenden festeren Verbindung mit dem Andröceum eine Rückbildung erfahren, die ihren Höhepunkt bei den Asclepiadaceen erreicht. Diesen Verhältnissen auch bei den Echitoideae experimentell nachzugehen, ist mir nicht geglückt. Ich hatte nur Apocynum cannabinum zur Ver-

fügung, bei der alle Bestäubungsversuche scheiterten. Die Sterilität erstreckt sich anscheinend wie bei Apocynum androsaemifolium auch auf die Abkömmlinge ein und desselben Rhizoms.

Der Griffel von Apocynum cannabinum besteht aus einem walzenförmigen Doppelkegel, der in der Mitte einen ringsum laufenden horizontalen Ring trägt (k Fig. 2, Ziff. 3). Dieser Ring ist dem Kragen bei Vinca und Amsonia morphologisch gleichzusetzen. Die Antheren schließen wie ein Dach über dem Griffelkopf zusammen (Fig. 7, Ziff. 1, eine Anthere ist weggenommen) und sind mit ihren Filamenten an fünf Stellen mit dem Kragen in eine feste Verbindung getreten (die Verwachsungsstelle ist in Fig. 4, Ziff. 3 links zu sehen; vgl. ferner Querschnitt auf Fig. 4, Ziff. 1). Unser Interesse gilt auch hier wieder der eigentlichen Narbe. Es fällt vor allem der Mangel an langen Haarpapillen auf, die selbst bei Nerium noch sehr üppig entwickelt sind. Im allgemeinen sind aber hier die Haare überflüssig, denn sie dienen nicht mehr als Fanginstrumente, weil ihre Funktion von den Leitschienen der Antheren hauptsächlich übernommen ist. Diese führen den Insektenrüssel so an den Kragen hin, daß er allein imstande ist, den Pollen abzustreifen. Damit wird auch die ganze oberhalb des Kragens befindliche Partie als Narbengewebe ausgeschaltet. Sie macht eine Funktionsänderung durch, die uns bei dem Kapitel über die Klemmkörper besonders interessieren wird. Behrens[1]), p. 37, weist auch schon darauf hin, daß „lange schlauch- und haarförmige Gebilde häufig da schwach entwickelt sind, wo die Narbe sie entbehrt, wo andere oft so komplizierte Einrichtungen getroffen sind, um eine Fremdbestäubung unbedingt herbeizuführen, und wo sie dann einzig und allein zu Sekretionsorganen werden". Er führt als Beispiel Aristolochia Clematitis an, daran schlössen sich Cynanchum Vincetoxicum, Asclepias syriaca und andere mehr. Dieses oberhalb des äquatorialen Ringes gelegene Säulenzellengewebe von Apocynum dient also auch bloß mehr dazu, Klebstoff auszuscheiden, während nach einer Angabe in Ludwigs Blütenbiologie[12]), p. 501, nur mehr der unterhalb des Ringes liegende Teil ausschließlich als Narbengewebe funktioniert. Also haben wir eine Arbeitsteilung, die obere Hälfte dient zur Klebstoffausscheidung, die untere zur Aufnahme des Pollens. Dies ist bereits eine deutliche Anspielung auf die Asclepiadeen, bei denen der untere Rand des Griffelkonus (der dem Apocyneenkragen gleichwertig ist) am Griffelkopf selbst die Grenze angibt, wo das die Klemmkörper ausscheidende Drüsengewebe aufhört und die Narbe beginnt. Wie sich bei Apocynum die Narbe selbst in horizontaler Richtung verhält, ob sie nur an fünf Punkten be-

legungsfähig ist oder noch in ihrem ganzen Umfange, vermochte ich nicht festzustellen. Aus mechanischen Gründen ist es ja sicher zu einem Verlust an Belegungsmöglichkeit gekommen, und zwar wirksamer als bei Vinca, nämlich an den Stellen, wo sich die Filamente gegen den unteren Teil des Griffelkopfes stemmen. Jedenfalls sind wir aber wieder einen Schritt näher bei den Asclepiadaceen.

Bei diesen haben wir zwei scharf getrennte Unterfamilien, die primitiven Periplocoideae und die Cynanchoideae. Nehmen wir als Vertreter der erstgenannten Unterfamilie Periploca graeca. Fig. 5, Ziff. 1 zeigt schematisch den Narbenkopf von unten gesehen, Ziff. 2 denselben im Längsschnitt, wobei nur die äußerste Zellschicht gezeichnet ist, während die unmittelbar dahinter angebrachte Schraffierung bzw. Punktierung den Vergleich mit Ziff. 1 erleichtern soll. Die einfache Schraffierung deutet das Drüsengewebe (S_1) an, das die Löffelstiele (l) ausgeschieden hat, während dasjenige Epithel, das zwar auch aus zylinderförmigen Zellen zusammengesetzt ist, aber nicht sezerniert, karriert gezeichnet ist (S_2). An dieses legen sich die Antheren an. Es alterniert mit dem erstgenannten und grenzt nach unten an ein punktiert bezeichnetes Gewebe (ü), das allmählich zur eigentlichen Narbe überleitet (n). Diese ist in der Zeichnung schwarz ausgezogen und hat, von unten betrachtet, eine ringförmige Gestalt. Sie ist sehr papillös, was auf dem schematischen Längsschnitt von Ziff. 2 leider nicht zum Ausdruck kommt. Während die Narbenpapillen bei r ohne Übergang von den Säulenzellen abgelöst werden, gehen sie auf der anderen Seite ganz allmählich in das nicht sezernierende Säulenzellengewebe über, an das sich die Antheren anlegen (punktiert). Die äußere Begrenzung des Narbenringes (bei r) dürfte im übrigen morphologisch der Zone gleichwertig sein, die bei Apocynum den Hautsaum trägt. Auch hier gibt diese Linie die Grenze an, zwischen dem Drüsengewebe einerseits und dem Narbengewebe andererseits. Als Ergebnis dieser Untersuchung zeigt sich, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen der Anordnung der Narbe bei Periploca und jener von Apocynum nicht besteht. Nur die Massenverhältnisse innerhalb des Griffelkopfes haben sich verschoben, indem der über dem Ring r befindliche obere Teil (also die löffelausscheidende Partie) den unteren (die Narbe) gewaltig überwuchert hat. Die Narbe besitzt relativ nicht mehr diese Ausdehnung wie noch bei Apocynum, dafür hat aber die obere Griffelpartie als Ersatz einen Apparat ausgebildet, der diesen Verlust durch zunehmende Sicherheit bei Bestäubung wieder wettmacht.

Bei den Periplocoideen ist die Narbe nach außen hin noch frei präsentiert, bei den Cynanchoideen dagegen wird mit der zunehmenden Verwachsung der Antheren und des Griffels auch die Narbe selbst von der Außenwelt abgeschlossen und ist nur mehr durch die fünf sog. Pollenkammern erreichbar. Diese werden von den Antherenflügeln

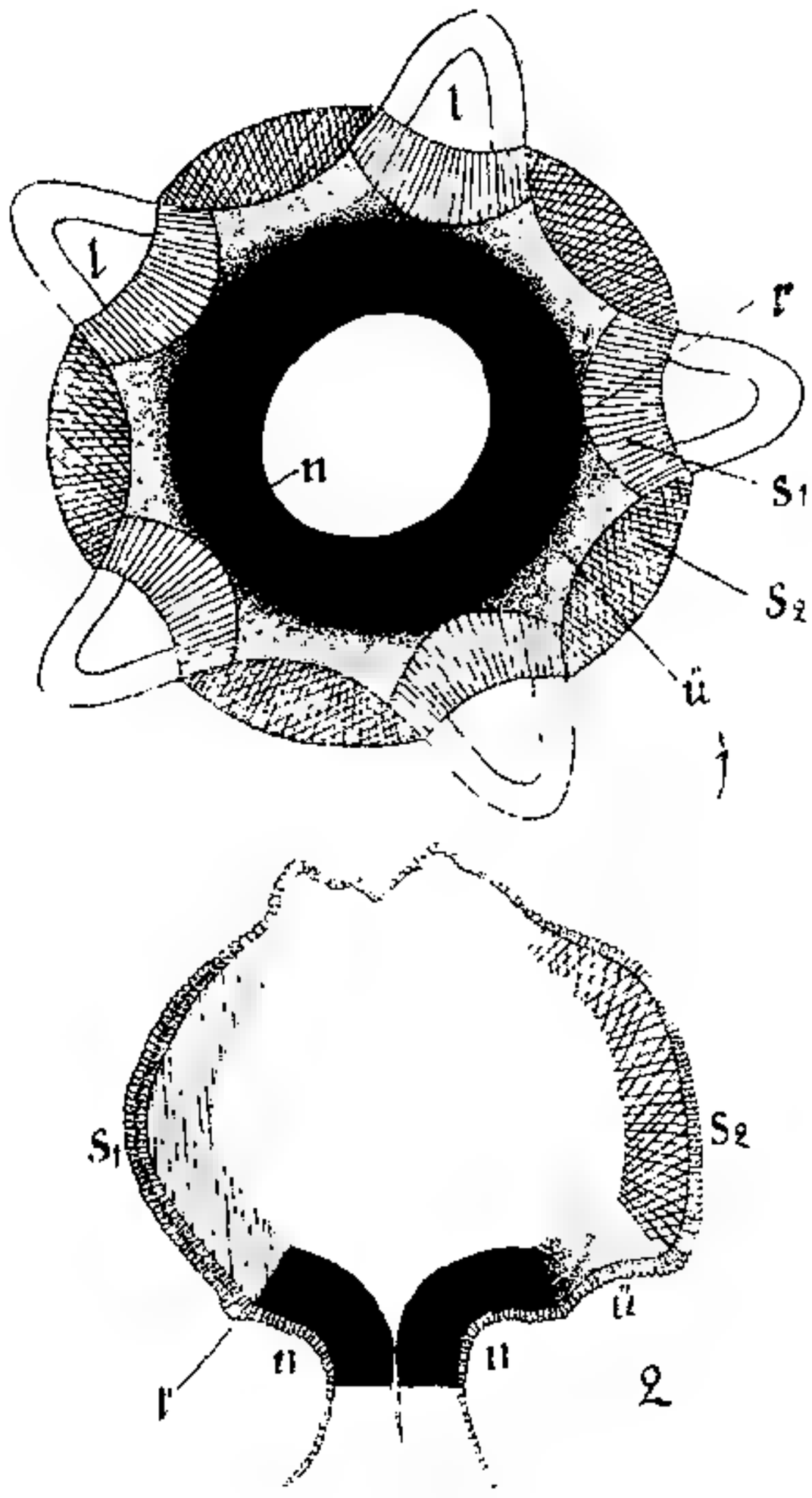


Fig. 5.

Periploca graeca. Ziff. 1. Schema des Griffelkopfes von unten gesehen.
„ 2. „ „ „ im Längsschnitt.
Asclepias Cornuti. „ 3. „ „ „ von unten gesehen.
„ 4. „ „ „ im Längsschnitt.

gebildet, deren äußerer Rand zu den bereits erwähnten Leitschienen erhärtet ist. Infolge dieser innigen Verbindung mit dem Andröceum hat sich der Griffelkopf zu einem ausgesprochen fünfeckigen Gebilde gestaltet. Fig. 5, Ziff. 3 zeigt ein Schema des Griffels von Asclepias Cornuti von unten gesehen, während Ziff. 4 einen Längsschnitt zeigt. Die beiden Zeichnungen entsprechen einander ebenso wie die vor-

hergehenden von Periploca. Die Kanten dieses fünfeckigen Körpers werden von fünf Streifen eingenommen, deren Zylinderepithel die Klemmkörper mit den Armen ausscheidet (S_1, einfach schraffiert). Dieses Drüsengewebe geht wie bei Periploca (r) plötzlich in Zellen von halber Höhe über; während aber bei Periploca hier gleich die eigentliche Narbe beginnt, setzt diese bei Asclepias langsam übergehend erst weiter unten an, ungefähr da, wo die Zellen beginnen, nicht mehr senkrecht zu stehen, sondern schief nach außen gewendet in bezug auf die darunter befindliche Zellschicht (bei p Fig. 5, Ziff. 4). Das schwarz ausgezogene Gewebe bezeichnet wieder die wirkliche Narbe. Sie ist eigentlich auch ringförmig wie bei Periploca, nur ist die äußere kreisförmige Begrenzung dadurch gestört, daß die Antheren, die in den Mulden zwischen den Kanten stehen, diesen Ring an fünf Stellen eingebeult haben. Außerdem beanspruchen die Filamente und Seitenwände der Pollenkammern einen Platz an der Unterseite des Griffelkopfes, und zwar wieder auf Kosten der Narbe (s. die mit f bezeichneten hellpunktierten Gewebestreifen bei Ziff. 3, ebenso f Ziff. 4). Dieser Teil ist wohl auch nur in praxi steril, nachdem er mit dem Filament verbunden ist; im übrigen ist er ganz so wie die andere Narbe gebildet. Daß das darüber befindliche nicht sezernierende Zylinderepithel (S_2) aber unbedingt steril ist, habe ich bei Asclepias Cornuti experimentell festgestellt. Ich löste die Antheren leicht von ihrem Verbande mit dem Griffelkopf und steckte dazwischen Pollinien eines anderen Individuums, um zu sehen, ob sie zur Keimung gelangen. Trotz genauester Untersuchung auf einer Reihe von Mikrotomschnitten bin ich nur zu negativen Resultaten gekommen, während andere Pollinien in der Pollenkammer derselben Blüte sehr gut gekeimt waren, und zwar genau an dem schon erwähnten Punkt p. Hier keimen die Pollenschläuche in ihrer Gesamtheit aus, das Pollinium als leere Hülle zurücklassend, auf der Narbe hinkriechend und sie zum Teil auflösend, bis zur Eintrittsstelle der beiden Griffel in den Griffelkopf. Dort erst dringen sie wirklich in das innere Gewebe hinein, um in die Fruchtknotenhöhle zu gelangen.

Wo ist nun bei Asclepias der Gewebestreifen, der dem Hautsaum bei Apocynum gleichwertig ist? Bei Periploca wurde er als die äußere Begrenzung des Narbenringes festgestellt mit dem Hinweis, daß hier das schleimsezernierende Gewebe vom Narbengewebe abgelöst wird. Wenn wir die beiden Längsschnitte von Periploca und Asclepias betrachten, so entsprechen sich doch gegenseitig die beiden Punkte r auf der linken Seite des Griffelkopfes. Das bei Asclepias von hier nach

unten zur Narbe überleitende Gewebe ist auch als zur Narbe gehörig aufzufassen, es ist nur funktionslos geworden. Denn die Pollinien können aus anatomischen Gründen von keinem Insekt mehr so hoch hinaufgezogen werden, um diese Zellen mit der zum Aufreißen bestimmten Partie zu berühren. Also wäre die Grenze zunächst an diesen fünf Stellen festgelegt, wo das klemmkörperausscheidende Gewebe nach unten endigt (Punkt r). Weitere fünf Punkte erhalten wir, wenn wir uns erinnern, daß bei Apocynum die fünf Filamente mit dem Kragenrand verwachsen. Bei den Periplocoideen ist das nicht der Fall, diese sind auch mit den Plumieroideen zu parallelisieren, während die Echitoideen (wozu Apocynum gehört) mit den Cynanchoideen zu vergleichen sind. Also sind auch diejenigen Orte am Griffelkopf von Asclepias Cornuti als ehemalige Kragenränder zu betrachten, wo sich die Filamente ansetzen, nämlich der Streifen f in Fig. 5 Ziff. 3 u. 4. Dieser Streifen f verläuft nach rechts und links in die Verwachsungslinie der Antherenflügel und endet da, wo das klemmkörpersezernierende Drüsengewebe beginnt. Somit haben wir eine geschlossene Linie, die nicht nur in der Aufsicht zickzackförmig verläuft, sondern auch in der Seitenansicht. Hier befinden sich die fünf höchsten Punkte jedesmal unmittelbar unter den Klemmkörpern, von wo die Linie am tiefsten bis zur Ansatzstelle der Filamente fällt, um von da wieder bis zu den Klemmkörpern hinaufzusteigen.

So weist also auch der Griffelkopf der Cynanchoideen keine prinzipiellen Unterschiede gegen die Periplocoideen und Echitoideen auf. Nur durch die veränderte äußere Form des Narbenkopfes, der durch die Staubblätter an fünf Stellen eingebuchtet ist, und durch das Herantreten der Filamente hat die ursprünglich ebenfalls ringförmige Narbe eine Modifikation erfahren, die Eichler[6]) veranlaßt hat, von fünf mit den Staubgefäßen alternierenden Narbenstellen zu sprechen. Diese Auffassung ist jedoch schon von Corry[4]) berichtigt worden.

Zur Beachtung bleibt schließlich noch das Gewebe, das die Oberseite des Griffelkopfes bekleidet. Dieses hat sowohl bei den Apocynaceen wie bei den Asclepiadaceen echt papillösen Charakter, wenigstens der äußeren Form nach und sieht ganz genau so aus wie typisches Narbengewebe bei den meisten anderen Pflanzenfamilien auch. Frye[8]), p. 396 und 397, hat dieser Tatsache Beachtung geschenkt und spricht mit Recht von einer Homologie mit den Stigmen anderer Pflanzen*). Er greift auf die Gentianaceen mit ihrer terminalen Narbe

*) Ich verweise auch in diesem Zusammenhang nochmals auf die bereits erwähnte Tatsache, daß bei Vinca rosea auf der Griffelkopfoberseite wirklich Pollen gekeimt und eingedrungen ist.

zurück und betrachtet die Apocynaceen mit ihrer äquatorialen Narbe als Übergang zu der unterständigen Narbe der Asclepiadaceen. Die ganze Frage wäre eine phylogenetische: „Ist die Narbe (bei den Ascl.) immer da gewesen, wo sie jetzt ist, indem die darüber befindliche Partie sich später entwickelt hat, oder hat sich die Narbe, teleologisch gesprochen, an die Umwandlung der (übrigen) Blütenorgane angepaßt?“ Die zweite Frage möchte ich unbedingt bejahen, die erste jedoch auch, aber es muß der Nebensatz mit „indem“ weggelassen werden. Dann lautet die Antwort: Die Narbe ist immer da gewesen, wo sie jetzt ist. Doch ist die darüber befindliche Partie von Anfang an auch schon Narbe gewesen, und diese Narbe hat ursprünglich den ganzen Griffelkopf überzogen. Durch Anpassung an die Umwandlung der übrigen Blütenorgane hat jedoch das oben und an der Seite befindliche Narbengewebe eine Funktionsänderung erfahren, während nur die Unterseite ihre Tätigkeit als Narbengewebe beibehalten hat.

4. Kapitel. **Die Translatoren.**

Ihre wahre Natur und Entwicklungsgeschichte aufzuklären, haben sich die ältesten Botaniker vergeblich bemüht. Erst im Jahre 1809 ist es Rob. Brown[2]) gelungen, Licht in das Dunkel zu bringen, wenn er auch für die Klemmkörper selbst den irreführenden Ausdruck Drüsen (glands) gebraucht. 1883 hat sich E. T. Corry[4]) genauer damit befasst und einen einigermassen befriedigenden Bericht über Asclepias Cornuti gegeben, wobei aber gerade die Zeichnungen, die speziell das Drüsengewebe und die Klemmkörper darstellen, allzu schematisch ausgefallen sind. Über die Löffelbildung der Periploceen ist überhaupt nichts weiter bekannt, geschweige denn über homologe Bildungen bei den Apocyneen, von deren Vorhandensein man bis heute noch nichts wußte. In den folgenden Untersuchungen kam es mir darauf an, die Berichte Corrys nachzuprüfen, Lücken auszufüllen, auch andere Arten und Gattungen in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, dann vor allem die Löffelbildung bei den Periploceen aufzuklären, sie mit der Klemmkörperbildung der Cynanchoideen zu parallelisieren, ähnliche Bildungen bei den Apocyneen zu suchen und auf Grund dieser Funde alle diese Drüsenausscheidungen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zusammenzufassen.

a) **Die Translatoren bei Apocynum** (Echitoideae).

Schumann[14]), p. 197), schreibt, der einzige Unterschied zwischen den Apocynaceen und Asclepiadaceen liege darin, daß die Blüten der

letzteren gewisse Apparate besitzen, welche zur Übertragung des Pollens dienen, und die er deshalb Translatoren nennt. Diese fehlten den Apocynaceen vollständig, d. h. ihre Anwesenheit bedinge, daß eine Pflanze den Asclepiadaceen zugerechnet werde. Die Scheidung dieser beiden Familien wäre also durch diesen Charakter eine äußerst scharfe geworden. Nun folgt die bemerkenswerte Behauptung: „Übergänge zwischen beiden sind nicht denkbar". Die Berechtigung dazu kann ich umso weniger anerkennen, als nach den vorausgegangenen Untersuchungen das Gynostegium der Asclepiadaceen auch nicht als etwas unvermittelt Neues auftritt, sondern bei den Apocynaceen schon deutliche Vorläufer aufweist. Warum sollen also nur hier Übergänge vorhanden sein, in der Translatorenbildung aber nicht? Besonders wo die fundamentalen Umänderungen im Aufbau der Asclepiadeenblüte nur im engsten Zusammenhang mit der Translatorenbildung Sinn und Zweck haben? Ich denke speziell an die Leitschienen und die Vereinigung des Pollens zu wachsartigen Pollinien, ferner an die Arbeitsteilung am Griffelkopf, wodurch die obere Klebstoff ausscheidende Zone eine scharfe Scheidung gegen die untere Narbenzone erfährt. Wir haben ja schon bei Vinca rosea ein Gewebe kennen gelernt, dessen Hauptfunktion die Ausscheidung von Klebstoff ist. Dieser dient bekanntlich dazu, den Pollen an den sich zurückziehenden Insektenrüssel anzuheften. Das Drüsengewebe selbst wird durch einen Ring säulenförmiger, außen abgerundeter Zellen dargestellt (s. Fig. 5, Ziff. 1) und ist phylogenetisch der Vorläufer des die Klemmkörper ausscheidenden Drüsengewebes. Es stimmt sowohl im anatomischen Aufbau als in der Lokalisierung an der Seitenfläche des Narbenzylinders damit überein. Die starke Streckung der Zellen senkrecht zur Unterlage, ihre halbkugelige Vorwölbung am freien Ende, der intensiv färbbare Zellinhalt mit dem in der Mitte angeordneten Zellkern tritt uns in beiden Familien immer da entgegen, wo Klebstoff (bzw. Translatoren) ausgeschieden wird [siehe Fig. 4 (s Ziff. 1 u. s_1 Ziff. 3), s_1 Fig. 5 Ziff. 2 u. 4, Fig. 6 Ziff. 1 u. Fig. 14].

Nun haben wir bei den Plumieroideen einen ununterbrochen um den ganzen Zylinder herumlaufenden Ring solcher Säulenzellen, der an keiner Stelle an der Ausscheidung von Schleim gehindert wird. Dies ändert sich sofort, wenn die Antheren wie bei den Echitoideen in eine innigere Verbindung mit dem Griffelkopf treten, indem die Filamente bzw. die Konnektive sich an ihn anpressen. Dann ist an diesen Stellen die Ausscheidung von Schleim unterbunden, und der ehemalige zusammenhängende Klebstoffring ist in fünf gleich große Platten aufge-

teilt, die jedesmal durch das mit dem Griffelkopf verwachsene Konnektiv voneinander getrennt sind. Somit erhalten wir fünf Klebplatten, die mit den Staubfäden alternieren. Geht nun dieser Schleim von seinem ursprünglich flüssigen Zustand durch Wasserverlust infolge Austrocknens in einen mehr konsistenten über, so daß die einzelne Schleimplatte ein kompaktes Ganzes bildet, die sich als solches von der Unterlage ablösen läßt, und lagert sich Pollen darauf ab, so haben wir nach Schumanns Definition einen „Apparat, der zur Übertragung des Pollens dient", somit einen Translator.

Diese soeben geschilderten Verhältnisse finden sich nun tatsächlich bei Apocynum cannabinum. Vorausgeschickt sei eine kurze Bemerkung über den Blütenbau an Hand der Zeichnungen von Fig. 6, Ziff. 1 und Fig. 7. Die Staubblätter überdachen den walzenförmigen Griffelkopf wie ein hohler Kegel, indem sie sich mit ihren seitlichen Begrenzungsflächen enge berühren (Fig. 7, Ziff. 1, die vorderste Anthere ist weggenommen). Diese seitlichen Begrenzungen sind zu hornartig verdickten Leisten (l Fig. 6 u. 7) umgewandelt, die uns bei den Asclepiadeen unter dem Namen Leitschienen geläufig sind. Dort ist ihr vornehmlichster Zweck, den Insektenrüssel bzw. Fuß einerseits so zu führen, daß er die Pollinien in die Kammer einführt, andererseits aber, daß er beim Verlassen der Blüte den Klemmkörper berührt und ihn samt den daranhängenden zwei Pollinien mit fortnimmt. Wo also Gebilde wie Leitschienen vorhanden sind, muß man annehmen, daß diese nicht um ihrer selbst willen da sind, und daß es der Pflanze darauf ankommt, den Insektenrüssel gerade in Richtung dieser Linie und keiner anderen am Griffel vorbeizuführen. So kann man auf Grund reiner Überlegung auf den Verdacht kommen, daß sich hier vielleicht auch den Löffeln oder Klemmkörpern ähnliche Gebilde finden könnten. Fig. 6, Ziff. 1 zeigt einen Querschnitt durch das „Gynostegium" von Apocynum cannabinum unmittelbar über dem schon erwähnten äquatorialen Ring. a sind die Antheren, I die Leitschienen, g der Griffelkopf, von dem nur das Drüsenepithel (s_1) gezeichnet ist. An fünf Punkten (s_2) treten die Konnektive (ko) mit dem Griffelkopf in Verbindung, indem die Hervorragungen der beiderseitigen Zellen wie Zähne ineinander greifen. Bei Fig. 7, Ziff. 1 zeigt sich die Verbindungsnaht als eine vom Kragen k nach oben verlaufende senkrechte Linie (s_2), während am Ring selbst die Verwachsungsspur des Filaments (v) zu sehen ist. Rechts und links von der Linie s_2 sind auch noch die Eindrücke der beiden inneren Pollensäcke (p Ziff. 2) zu bemerken.

Die Entwicklung der „Teller", wie ich die Translatoren von Apocynum benennen möchte, gestaltet sich nun folgendermaßen: Über dem Kragenrand, der die Narbe nach oben abschließt, befindet sich ein Band der bekannten säulenförmigen Zellen, die einen halbflüssigen Schleim sezernieren (s_1 Fig. 4, Ziff. 3, Fig. 6, Ziff. 1 und Fig. 7, Ziff. 1, hier stark punktiert; bei s_2 ist die Sekretion durch das Konnektiv verhindert). Die Ausscheidung beginnt nun ungefähr zu der Zeit, wo die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen einsetzt; zuerst ist sie ganz schwach, erfüllt eben die Lücken zwischen den halbkugeligen freien Papillenenden.

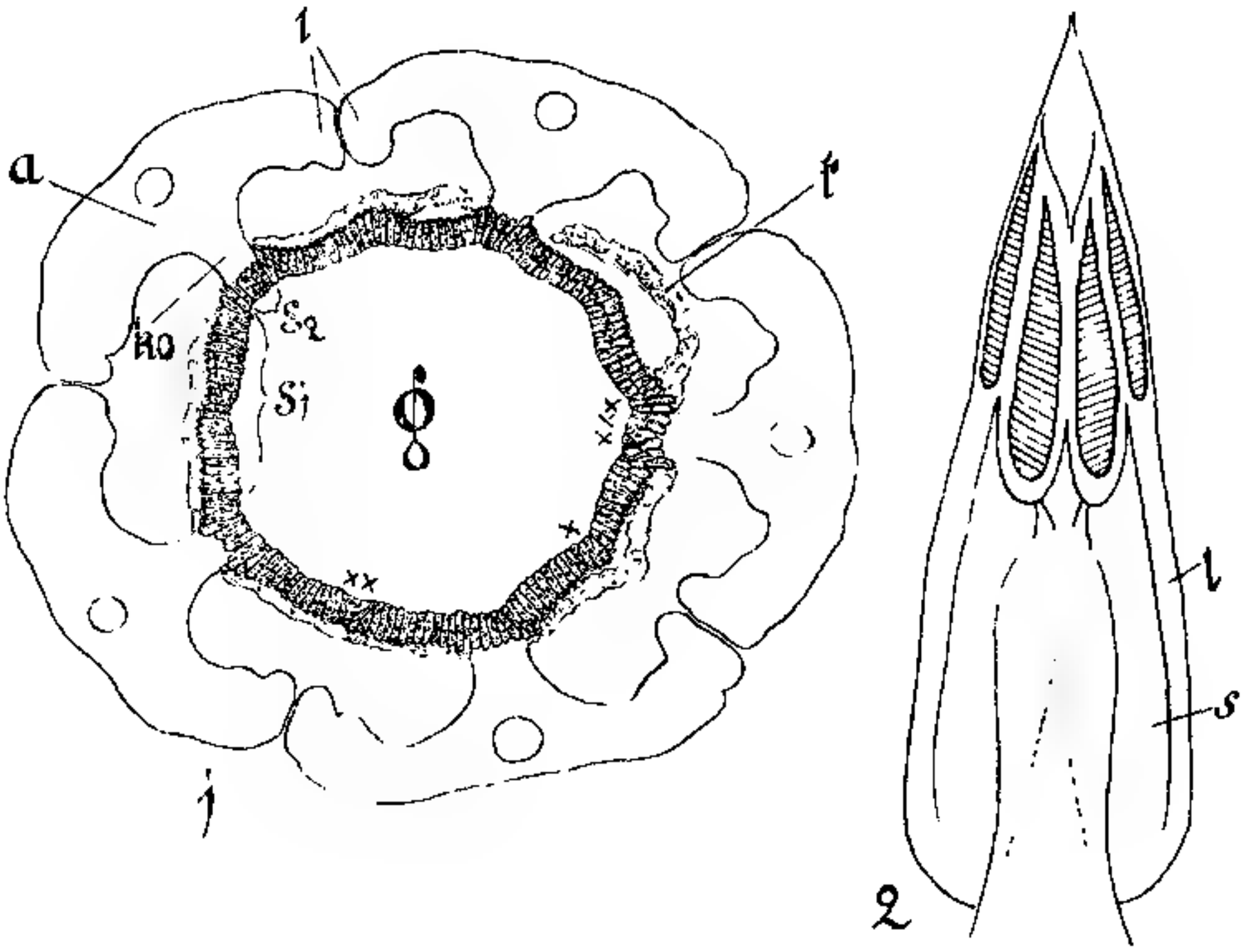


Fig. 6. Apocynum cannabinum.
Ziff. 1. Querschnitt durch Griffelkopf und Staubblätter. Vergr. 56.
„ 2. Staubblatt, schematisch. Vergr. 26.

dann wird sie stärker und hebt die Kutikula hoch Diese ist allerdings nur sehr dünn und wird auf Schnitten erst sichtbar, wenn die Objekte mehrere Tage in Sudanglyzerin liegen. Ich glaube auch, daß es eine gewisse Bedeutung hat, wenn die Ausscheidung eine subkutikulare ist. Einesteils wird dadurch verhindert, daß der noch dünnflüssige Schleim den Ort seiner Bildung verläßt, anderenteils kann das Sekret aber auch noch kein Wasser verlieren und erhärten, wodurch eine Schrumpfungsbewegung zustande käme, die im Interesse der Blüte erst viel später, nach beendeter Sekretion, stattfinden darf. Während der Zeit, wo die Drüsenzellen in Tätigkeit sind, findet man die unter der Epidermis liegende Zell-

schicht voll mit Stärke angefüllt. Es sind also anscheinend Kohlehydrate, die die wichtigsten Bausteine für die Bildung des Sekretes liefern. Die Ausscheidung hält solange vor, bis die Dicke der mit den Konnektiven alternierenden sezernierten Klebplatten (t Fig. 6, Ziff. 1) mehr als die halbe Länge der Drüsenzellen erreicht hat. Dann tritt eine eigentümliche Erscheinung auf, für die ich nur eine mit Wasserverlust einhergehende Zustandsänderung des Sekretes verantwortlich machen kann. Die Klebplatte führt eine Schrumpfungsbewegung*) aus, die sich darin äußert, daß sich der obere Rand der Platte allmählich von seiner Unterlage ablöst und zurückklappt, bis er die Leitschienen nach rückwärts berührt. Dieser Augenblick ist in Fig. 7, Ziff. 1 festgehalten. Die vorderste Anthere ist weggenommen, man sieht rechts bzw. links von jedem Staubblatt nur je eine Hälfte einer Klebplatte (t), die sich mit dem oberen Rand bereits zurückgeschlagen hat. Das Sekretgewebe (s_1 schwarz punktiert) ist nun oben freigelegt, während der Teller mit seinem unteren Rand noch daran haftet. Es wird so eine flache Tasche gebildet, die nach oben offen ist. Auf der Zeichnung läßt sich dies leider nicht deutlich zur Anschauung bringen. Man kann hier nur auf die Rückseite des Tellers sehen. Dieser Zustand stellt den geeignetsten Moment dar, den von den aufgerissenen Theken herabfallenden Pollen aufzunehmen. Hat sich die Blüte entfaltet, dann haben die Teller auch an ihrem unteren Rand die feste Verbindung mit dem Drüsenepithel gelöst. Präpariert man nun die Antheren weg, so nimmt man damit auch die Teller vom Griffelkopf fort, denn sie kleben mit ihrer Außenseite an den Staubblättern unterhalb der benachbarten Theken von zwei sich berührenden Antherenhälften und alternieren mit den Konnektiven, wie Ziff. 2 zeigt (von innen gesehen).

Die Teller sind von elliptischem Umriß, hellgelber Farbe und zeigen wie die Arme der Klemmkörper (vgl. auch das in der Anmerkung Gesagte) unter dem Mikroskop eine scheinbar zellige Struktur, die aber von den Abdrücken der freien runden Papillenenden herrührt. Sie sind nun ganz selbständige Gebilde von elastisch-klebriger Beschaffenheit geworden, die leicht von einem Insekt bei Zurückziehen des Rüssels oder Fußes entlang der Leitschienen (l) mit fortgenommen werden. Kommt dasselbe Tier auf eine andere Blüte, so wird es dort ebenfalls wieder beim Durchreißen des Rüssels zwischen den Leitschienen den

*) Diese bietet Analogie zu der Schrumpfungsbewegung der Klemmkörperarme bei der Gattung Asclepias, die dazu dient, die Pollinien in eine für die Einführung in die Pollenkammer geeignete Stellung zu bringen [s. Corry[4]), S. 189; Hildebrand[9]), S. 269].

Teller mitsamt den daran haftenden Pollenkörnern an dem Kragenrand (k, Fig. 7, Ziff. 1), wenn nicht schon vorher, abstreifen und sich womöglich gleich wieder mit dem neuen darüber befindlichen Teller beladen. Leider war es mir in unserem Garten nicht vergönnt, diesen Vorgang selbst zu beobachten. Ich sah nur selten Insekten an den Blüten, es fehlten offenbar die entsprechenden Bestäuber. Ja, es schien sogar, als ob die Pflanze direkt gemieden würde. Der Grund hiefür muß aber nicht gerade in ihrer für schwächere Insekten lebensgefähr-

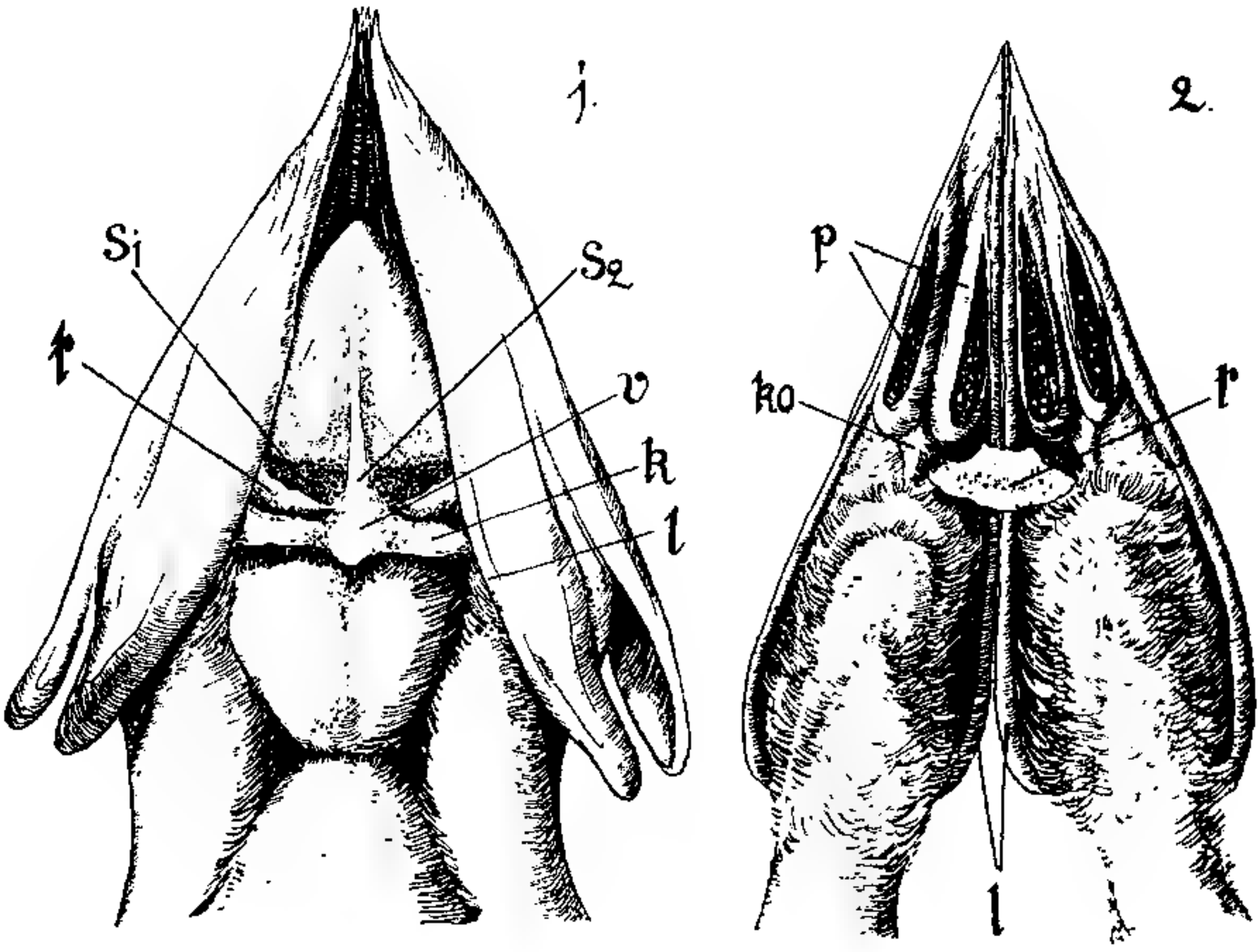


Fig. 7. Apocynum cannabinum. Vergr. 25.
Ziff. 1. Ansicht des Gynosteniums (eine Anthere ist weggenommen).
„ 2. Zwei Antheren, von innen gesehen, mit „Teller".

lichen Blüteneinrichtung (Festklemmen zwischen den Leitschienen) zu suchen sein, sondern wird wohl hauptsächlich darin liegen, daß auch diese Tiere Schlechteres beiseitelassen, solange Besseres in Hülle und Fülle geboten ist, was bei der großen Auswahl in einem botanischen Garten nicht verwunderlich ist.

In der Literatur fand ich nur zwei brauchbare Angaben über den Bestäubungsvorgang bei Apocynum. Die eine bei Delpino[5]) und die andere bei Ludwig[12]). Delpino schreibt p. 19: „Tra l'uno e l'altro

stame poco al di sopra del cercine havvi un glomerulo di viscina, che serve parimente ad agglutinare il polline alla tromba degl' insetti visitatori". Mit diesem „Viscinkügelchen", das den Pollen am Insektenrüssel befestigt, kann nur unser obenbeschriebener Teller gemeint sein. Ludwig[12]) p. 506 beschreibt dasselbe von Apocynum androsaemifolium, vielleicht hat er es auch von Delpino. Nur stellen diese beiden Autoren, wenn ich recht verstehe, den Sachverhalt so dar, als ob der Pollen erst beim Herausziehen des Tellers an diesem befestigt wird. Ich glaube aber, daß nach den vorausgegangenen Untersuchungen und der Analogie mit den anderen Apocynaceen (wo der Pollen stets vorher schon in Häufchen auf der Griffelkopfoberseite abgeladen wird) der Blütenstaub sich ebenfalls schon auf dem Teller befindet, wenn er herausgezogen wird. Wie nun der Pollen, der nur in äußerst geringer Menge vorhanden ist und entgegen Ludwigs Angabe[12]) fast nie Tetraden besitzt, auf den Teller gelangt, ob er von selbst aus den aufgerissenen Fächern herausfällt, oder ob erst die Erschütterung der Blüte durch ein angeflogenes Insekt dazugehört, bedarf noch einer genaueren Untersuchung.

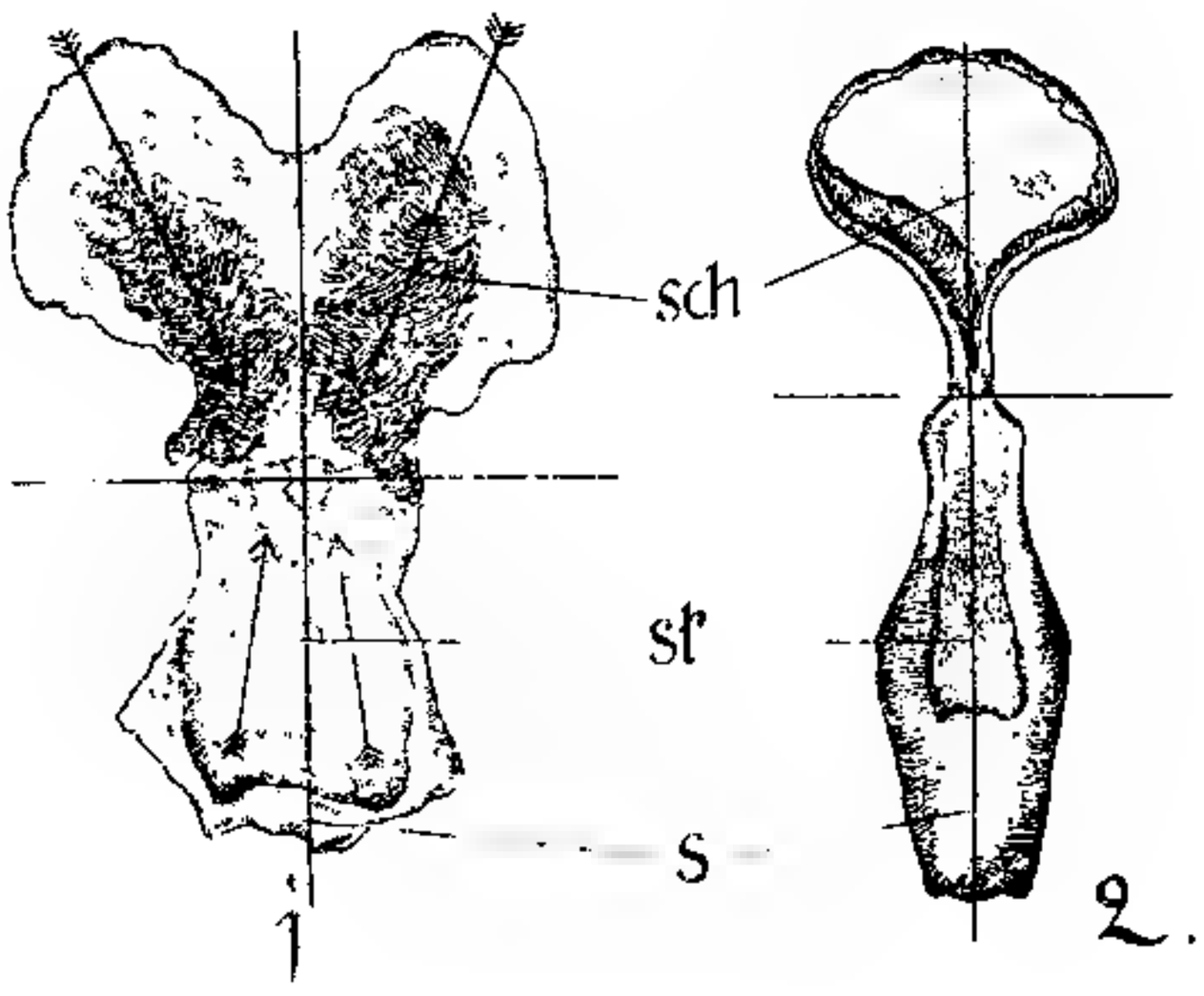


Fig. 8. Periploca graeca. Vergr. 56.
Ziff. 1. Anormaler Löffel. Ziff. 2. Normaler Löffel.

b) Die Translatoren bei Periploca (Periplocoideae).

Die folgenden Untersuchungen betreffen Periploca graeca. Delpino[5]) gibt den Translatoren dieser Art den Namen Löffel. Sie befinden sich an den fünf Kanten des bereits beschriebenen Griffelkopfes, dem sie in Richtung der Blütenachse eingesenkt sind. Diese Kanten alternieren natürlich mit den Antheren. Was nun den Bau des Translators selbst betrifft, so möchte ich nicht wie Delpino an ihm drei, sondern nur zwei verschiedene Teile unterscheiden, einen oberen, die Schaufel (sch Fig. 8) und einen unteren, den Stiel mit Griff (st); denn diese beiden letzten, Stiel und Griff, sind ein ontogenetisch zusammengehöriges Ganze und von der oberen Schaufel ganz scharf abgesetzt.

Bevor ich zur Entwicklungsgeschichte dieser Löffel übergehe, möchte ich noch bemerken, daß diese Translatoren ebenso wie die Teller von Apocynum und die Klemmkörper von Asclepias ausschließlich durch Sekretion entstanden sind. Es werden nirgends irgendwelche zellige Elemente des Griffelkopfes zum Aufbau mit verwendet oder mit eingeschlossen, wie man etwa nach flüchtiger Betrachtung der wabig-schaumigen Struktur des Stieles vermuten könnte. Der Bildungsort des Löffels ist ähnlich wie bei den Cynanchoideen eine vertikal verlaufende Rinne, die aber oben und unten erweitert ist, während sie sich gegen die Mitte zu stark verengt (vgl. Querschnitte Fig. 10 Ziff. 1 bis 4, absteigend von oben nach unten). Die Ausscheidungen sind subkutikular und treten zuerst an den Seitenwänden dieser Rinne ungefähr gleichzeitig an vier verschiedenen Punkten auf, und zwar die einen zwei im oberen Teil der Furche rechts und links der Mittellinie, und die anderen zwei im unteren Teil derselben ebenso, oft nur mehr oder weniger voneinander getrennt. Die Entwicklungsrichtung von diesen vier Punkten aus zeigen die vier Pfeile auf Fig. 8, Ziff. 1. Indem nun auch die im Grund der Furche zwischen den oberen und unteren Ausscheidungspaaren befindlichen Säulenzellen zu sezernieren beginnen, treten die Sekrete sehr bald horizontal miteinander in Verbindung und wir erhalten so oben und unten je e i n e Schleimplatte, die sich im Längsschnitt durch den Griffelkopf so ausnimmt, wie das Schema Ziff. 1 von Fig. 9 zeigt. Besonders an der unteren Platte scheint die Sekretion gerade an der Stelle, wo die Säulenzellen fast unmittelbar gegen das Narbengewebe absetzen (s. auch Fig. 5, Ziff. 2), sehr intensiv zu sein. Diese Platte, die nun in der Aufsicht ungefähr die Form des inneren Feldes (st Fig. 8, Ziff. 2) des fertigen Stieles besitzt, erhärtet sehr bald, schrumpft etwas, indem sie sich in der Mitte nach dem Blütenzentrum zu einwölbt und mit ihrem ältesten unteren Teile zu gleicher Zeit von ihrer Unterlage ablöst (Fig. 9, Ziff. 2). Die Sekretion darunter geht jedoch weiter, nur ist das Sekret nicht mehr so fest und hornig, sondern schaumig-wabig mit eingeschlossenen Hohlräumen, die man für Zellen halten könnte. In Fig. 10, Ziff. 4 ist ein Querschnitt des unteren Teiles der Furche mit dem sie auskleidenden Zylinderepithel gezeichnet, das den Stiel ausscheidet (vgl. auch Fig. 9, Ziff. 3, der mit 4 bezeichnete Strich gibt die Lage des Querschnitts an). Das schwarze, am weitesten außen in der Grube liegende sichelförmige Gebilde ist die erste Ausscheidung, die ursprünglich am Grund der Furche lag. Indem sie durch Schrumpfung von der Blütenachse abrückt (vgl. die entsprechenden Längsschnitte), bildet sich darunter gleich wieder neues Sekret, nämlich

das bereits erwähnte schaumige. Es trägt wohl auch dazu bei, die zuerst ausgeschiedene kompakte Platte nach außen zu drücken. Je weiter nach außen dieser Vorgang fortschreitet, umsomehr Papillen werden an den Seitenwänden zur Sekretion eingeschaltet, bis der Stiel die endgültig runde Form bekommt, die Fig. 8, Ziff. 2 zeigt. Man muß sich eben diesen Vorgang plastisch vorstellen und daran denken, daß die mit Drüsenepithel ausgekleidete Furche letzten Endes nur die Form ist, in die der Löffel bzw. Stiel gegossen wird. Schema Fig. 11 gibt einigermaßen einen Begriff von dieser „Form". Es ist ein Tangential-

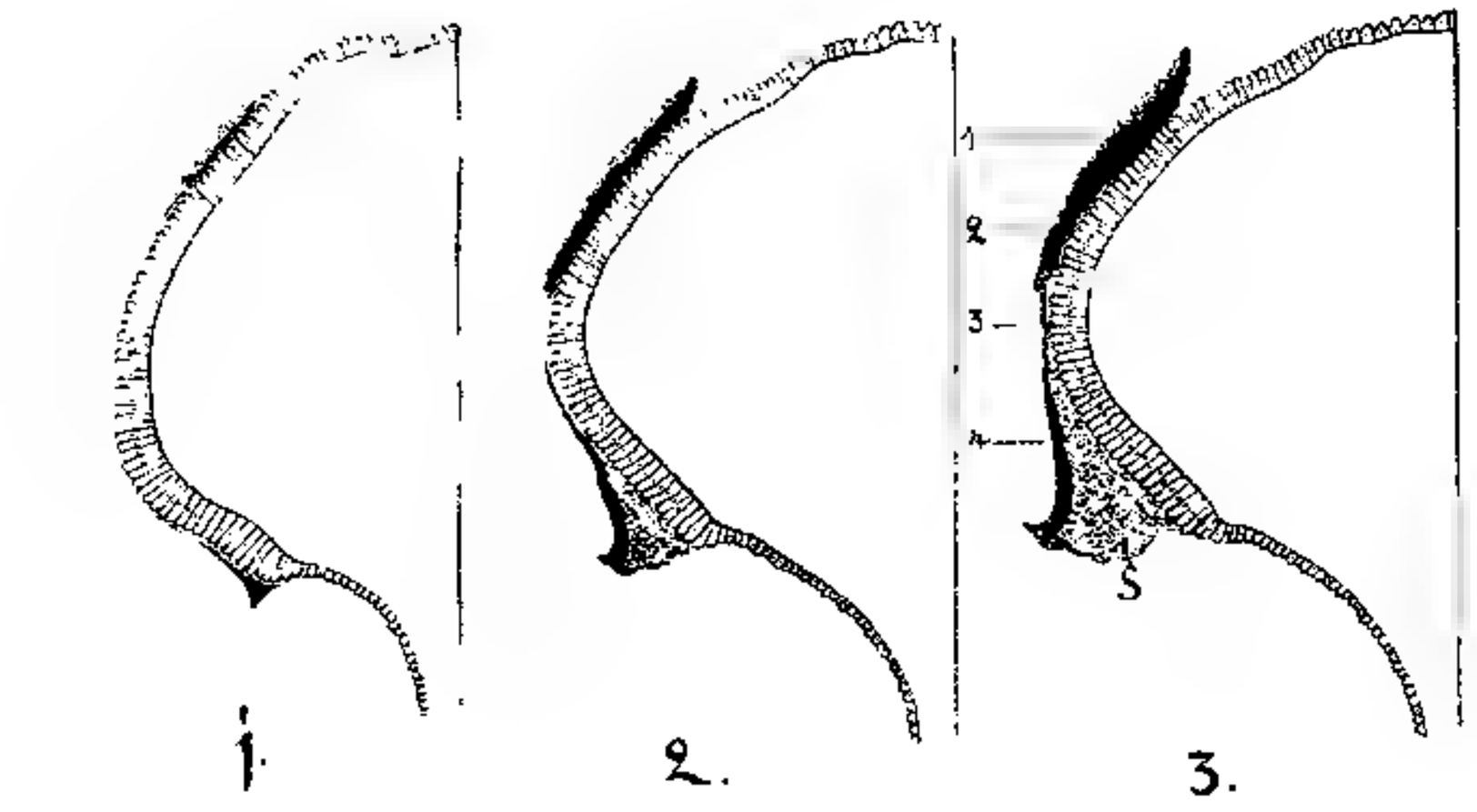


Fig. 9.

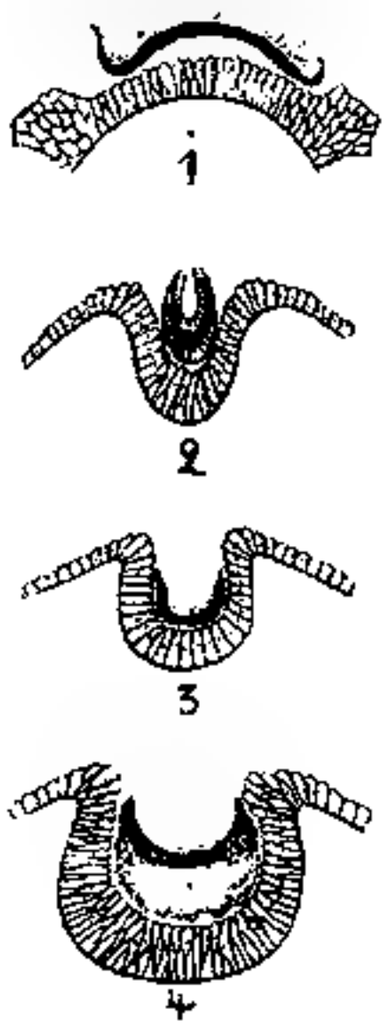


Fig. 10.

Fig. 9. Periploca graeca. Vergr. 41.
Ziff 1—3. Schema der Löffelbildung im Längsschnitt; links das jüngste, rechts das älteste Stadium.

Fig. 10. Periploca graeca. Vergr. 41.
Ziff. 1—4. Querschnitte durch einen Löffel samt ausscheidendem Drüsengewebe, von oben nach unten absteigend (vgl. auch Fig. 9 Ziff. 3). Halbschematisch.

schnitt, auf den wir so darauf sehen, als ob wir uns in der Blütenachse befänden. Naturgemäß ist oben nur die Schaufel (sch) getroffen und unten nur ein Teil des Stieles (st), da sich die mittlere Partie des Griffelkopfes ja vorwölbt und diese Vorwölbung bei einem tangentialen Längsschnitt entfernt wird; wir sehen hier nur die quergeschnittenen Säulenzellen. Rechts davon zur Erläuterung ein radialer Längsschnitt! Die senkrechte Linie zeigt, wie der Tangentialschnitt gedacht ist. Die wagrechten Pfeile sollen die markanten Schnittstellen am Tangentialschnitt mit den entsprechenden Schnittpunkten am radialen Schnitt verbinden (vgl. dazu die vier Querschnitte auf Fig. 10).

Zu erwähnen ist noch, daß der Griffelkopf seine endgültige Gestalt erst erreicht, wenn Schaufel und Stiel miteinander in Verbindung treten. Er verbreitert sich in horizontaler Richtung, wie ein Vergleich der Ziff. 1 u. 2 von Fig. 9 zeigt. Indem nun die obere Hälfte des Stieles noch innig mit seiner Unterlage verbunden ist, der untere Teil sich aber bereits abgelöst hat und nur mehr mittels des schaumigen Schleimes damit in Verbindung steht, wird bei der horizontalen Streckung des Griffelkopfes der Stiel zugleich nach außen und oben gezogen. Die Ausscheidung an der unteren Hälfte geht jedoch weiter, und infolge ihres noch halbflüssigen Zustandes kann sie durch nichts gehindert werden, sich vermöge ihrer Schwere nach unten zu senken, so daß der unterste Teil des Stieles zu einem mehr oder minder sackartigen Gebilde gestaltet wird (s. s Fig. 9, Ziff. 3 u. Fig. 8).

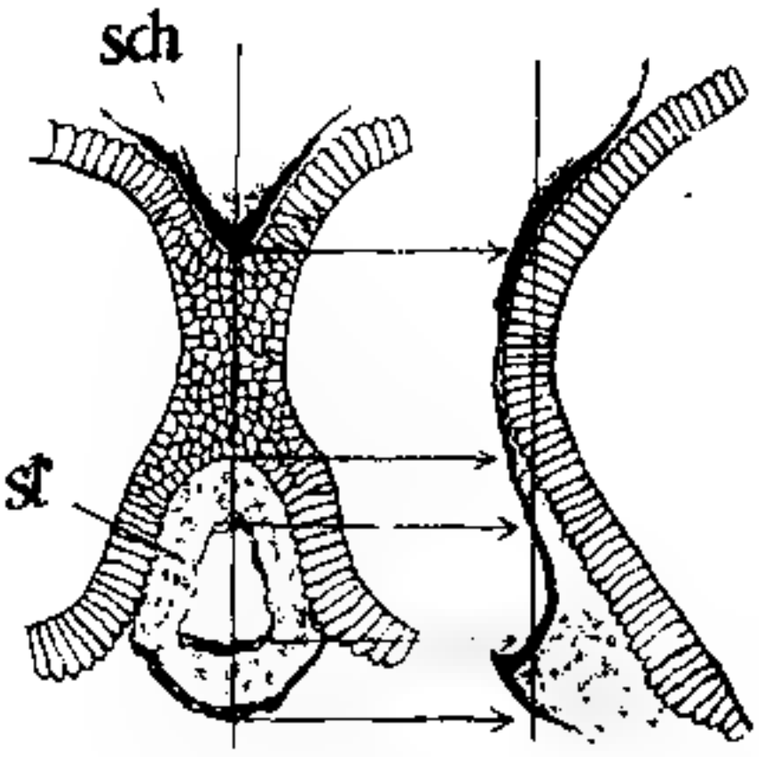


Fig. 11. Periploca graeca. Vergr. 41.
Schemat. Tangentialschnitt durch Löffel samt Drüsengewebe.

Während sich nun der Stiel gebildet hat, ist auch die Ausbildung der Schaufel vor sich gegangen. Der mittlere trichterförmige Teil der Furche erweitert sich nach oben in eine flache rundliche Grube, deren Form ohne weitere Komplikationen im allgemeinen auch die fertig ausgebildete Schaufel wiederspiegelt. Am lehrreichsten dürfte auch hier Schema Fig. 11 (sch) sein, im Vergleich mit den beiden Querschnitten von Fig. 10, Ziff. 1 u. 2. War das Sekretionsprodukt beim Stiel in der zeitlichen Aufeinanderfolge zuerst ein kompaktes und dann ein schaumiges, so ist es bei der Schaufel umgekehrt, also zuerst schaumig und dann erst kompakt.

Die schaumige Ausscheidung hat die Eigenschaft, sehr klebrig zu sein. Sie dient so auf der Oberseite der Schaufel dazu, die von den vier Pollenfächern zweier benachbarter Antheren herabfallenden Pollentetraden festzuhalten, während sie auf der Unterseite des Stieles die Aufgabe hat, den Löffel am Körper eines nektarsuchenden Insektes anzukleben, ein Vorgang, den man mit Recht der Bestäubung einiger Ophrydeen an die Seite gestellt hat. Um wieder von der Schaufel zu sprechen, so führt sie bis zu ihrer völligen Ausbildung ein selbständiges Dasein, d. h. sie steht noch in keiner Verbindung mit dem Stiel. An den Rändern schrumpft sie etwas und biegt sich um, besonders in der

unteren Hälfte, wo sie dann ganz scharf und unvermittelt nach unten absetzt (s. Längsschnitte Fig. 9, Ziff. 2 u. 3 und Querschnitte Fig. 10, Ziff. 1 u. 2).

Das Letzte, was am Löffel hergestellt wird, ist die Verbindung des Stieles mit der Schaufel. Sie vollzieht sich ungefähr zu dem Zeitpunkt, wo die Pollentetraden vollständig ausgebildet sind. Vom Stiel aus nach oben fortschreitend wird zuerst ein ganz feines Häutchen sezerniert, das an Dicke zunimmt, sich durch Austrocknen verfestigt und schließlich die Schaufel mit dem Stiel ganz starr verbindet. Der Widerstand gegen Umknicken wird durch den halbkreisförmigen Querschnitt bedeutend erhöht (Fig. 10, Ziff. 3).

Welche Stellung nehmen nun die Löffel einerseits zu den Tellern von Apocynum, andererseits zu den Klemmkörpern der Cynanchoideen ein? Insbesondere wie kommt es, daß die Löffel von vier verschiedenen Bildungsherden aus zusammengesetzt werden? Greifen wir auf Apocynum zurück. Da sieht man auf dem Querschnitt Fig. 6, Ziff. 1 bei den mit ×, ××, ××× bezeichneten Punkten eine Störung in der regelmäßigen Ausbildung des palissadenförmigen Drüsengewebes. Die Unregelmäßigkeit bei Punkt ××× dürfte wohl in einer Wachstumshemmung durch deu Druck des Konnektivs zu suchen sein. Ganz so gebaut ist aber auch die Störungsstelle bei Punkt ××, weniger schon bei Punkt ×. Auffallend ist, daß die Punkte ×× und × mit den Antheren alternieren und sich genau da befinden, wo wir bei den Asclepiadaceen auf die bekannte Furche treffen. Sie können vielleicht auch als Entwicklungshemmungen aus zunächst inneren Ursachen betrachtet werden. Und so spreche ich auch die vertikalen Furchen der Asclepiadaceen als durch Entwicklungshemmung hervorgerufen an, oder mit anderen Worten: die den Antheren opponierten Partien des Griffelkopfes sind den damit alternierenden im Wachstum vorausgeeilt. Die letzteren sind nicht mehr in der Lage, den Vorsprung in der alten Wachstumsrichtung einzuholen, weil sie von den früher fertiggestellten daran gehindert werden. So wölbt sich dieses Gewebe nach innen, wie ein eingesenkter Vegetationspunkt, und die innerste tiefste Zellpartie wäre die jüngste, zuletzt fertiggestellte.

Die oben erwähnte abnorme Ausbildung des Drüsengewebes immer an mit den Antheren alternierenden Stellen habe ich bei Apocynum cannabinum sehr oft gefunden, und ihre Häufigkeit ist geradezu auffallend. Gehen wir nun einen Schritt weiter, und nehmen wir an, das Drüsenepithel wäre an diesen Stellen noch nicht ganz fertiggestellt, während das angrenzende schon mit der Sekretion beginnt, so bekommen wir an Stelle einer einzigen Schleimplatte zwei wie bei Periploca, die

durch ein vertikales, noch nicht sezernierendes Zellenband voneinander getrennt sind. So bleibt uns nur noch zu erklären, wie bei Periploca nun auch noch die horizontale Trennung zustande kommt, die eine viel länger dauernde und intensivere ist. Die Erklärung dafür ist einfacher, und sie hat mich überhaupt erst dazu geführt, auch die vertikale Trennung auf eine zeitlich verschieden fortschreitende Entwicklung des Drüsengewebes zurückzuführen. Daß die Drüsenzellen der horizontalen Trennungslinie, die in einer senkrecht zur Blütenachse und durch die Mitte des Griffelkopfes gedachten Ebene liegt, noch lange nicht fertiggestellt ist, während die Sekretion darüber und darunter schon im vollsten Gange sich befindet, zeigt ein Vergleich zwischen Ziff. 1 und 2 von Fig. 9. Der Griffelkopf ist hier noch längere Zeit in radial-horizontaler Streckung begriffen und kann das Drüsenepithel erst dann fertigstellen und sezernieren lassen, wenn diese Horizontalverbreiterung beendet ist. So werden also in der Richtung von oben nach der Mitte und von unten nach der Mitte fortschreitend mehr Schleimpapillen in Dienst gestellt, bis sich ihre Sekrete an der Stelle treffen, wo der Griffelkopf seinen größten horizontalen Durchmesser besitzt. Dies ist auch der Ort, wo im letzten Moment die Verbindung zwischen Schaufel und Stiel hergestellt wird.

Sehr lehrreich ist auch eine Mißbildung des Löffels, wie sie auf Fig. 8, Ziff. 1 dargestellt ist. Ich habe sie des öfteren gefunden, ferner Übergänge von dieser breiten Form zu der ganz schmalen vonZiff. 2, die bei weitem die häufigste ist. (Die beiden Formen scheinen die äußersten Grenzen nach rechts und links zu sein, zwischen denen die Ausbildung der Löffel variiert.) Bei diesem abnormen Löffel sieht man an der dichotom gegabelten Schaufel deutlich, daß sie ursprünglich von zweierlei Richtungen her zusammengesetzt wurde, wie die Pfeile andeuten. Daß aber auch der Stiel aus zwei Hälften besteht, zeigt sich an dem letzten Überrest der einstigen Trennungslinie, nämlich der Aussparung, die durch den Schnittpunkt der senkrechten und wagrechten Linie angezeigt ist. Hier ist es zu keiner Sekretabsonderung mehr gekommen, infolgedessen sind die beiden Teilstücke an dieser Stelle noch voneinander getrennt. Im übrigen tritt in normalen Fällen die Vereinigung der beiden Teilstücke des Stieles schon sehr bald, oft unmittelbar nach der ersten Sekretion überhaupt ein.

Technisches.

Da die Ausscheidungen alle subkutikulare sind, bereitet das Beobachten auch mit dem sonst die besten Dienste leistenden Präparier-

mikroskop erhebliche Schwierigkeiten, besonders die Untersuchung der ersten feinen Sekrete, die unter der Kutikula kaum wahrnehmbar sind. Andererseits ist das Einbettungsverfahren für Mikrotomschnitte zur Erhaltung der Sekrete am Griffelkopf selbst auch sehr ungünstig, weil diese Schleime beim Durchführen durch die einzelnen Flüssigkeiten fast zu 90 % verloren gehen, entweder durch übermäßiges Schrumpfen und Davonschwimmen oder letzten Endes durch Hinwegreißen mittels des Mikrotommessers. Für nicht so junge Stadien eignete sich am besten die Beobachtung mit dem Präpariermikroskop, wenn die Objekte als Ganzes einige Tage vorher in Sudanglyzerin gelegt waren. Dann konnte man die Sekrete durch ihre rote Farbe besser vom Gewebe unterscheiden. Auch Aufhellen in alkoholischer Kalilauge leistete bei jüngeren Griffelköpfen gute Dienste. Für orientierende gröbere Untersuchungen lieferten auch Handschnitte, in Sudanglyzerin gelegt, sehr brauchbare Resultate.

c) Die Translatoren bei den Cynanchoideen.

Die Untersuchungsmethode ist dieselbe wie bei Periploca. E. T. Corry [4]) hat die ersten ausführlichen Untersuchungen über die Entwicklung der Klemmkörper angestellt, und zwar an Asclepias Cornuti Decaisne. Außer dieser Art untersuchte ich noch Asclepias curassavica, A. Fremontii, A. incarnata, ferner Vincetoxicum fuscatum, von der Gattung Ceropegia, C. dichotoma, C. Brownii, C. tigrina und C. elegans. Nirgends konnte ich aber einen prinzipiellen Unterschied in der Klemmkörperentwicklung innerhalb dieser Arten und Gattungen entdecken. Auch die Veränderung des Winkels, in dem die Arme bzw. Pollinien am Klemmkörper angehängt sind, bringt keine grundsätzlichen Unterschiede mit sich.

Ich will nur einen kurzen Bericht über die Entwicklungsgeschichte des Translators bei Asclepias curassavica geben und dabei gleich auf die Unterschiede gegenüber den Corryschen Untersuchungen hinweisen, während ich darauf verzichte, eine Beschreibung der ganzen Blüte zu liefern. Diese kann in Corrys [4]) und Schumanns [14]) Schriften studiert werden und ist hier zu einem Vergleich der Klemmkörper mit den Translatoren der Periplocoideen und Echitoideen nicht unbedingt notwendig.

Der Griffelkopf ist fünfkantig. Die fünf Kanten alternieren mit den Antheren und besitzen eine vertikale Furche, die von den bereits erwähnten Säulenzellen ausgekleidet ist (s. auf Fig. 12, Ziff. 2a, Fig. 13, Ziff. 2 und Fig. 14). Die erste Ausscheidung ist paarig; es liegen in der Furche, durch eine nicht sezernierende Partie voneinander getrennt,

oben abgerundete, unten zugespitzte Sekretleisten (siehe Fig. 12, Ziff. 1 a ist ein schematischer Querschnitt durch die beiden Leisten von Ziff. 1 samt dem darunterliegenden Drüsengewebe, geschnitten in Richtung der beiden Pfeile.) Die Sekretleisten sind noch ziemlich dünn von hellgelber Farbe und lassen, wenn sie abgehoben werden, ihre Herkunft leicht erkennen, indem sich die Papillen mit ihren halbkugeligen Enden darauf abgedrückt haben. Dies ist eine Eigenschaft, die für die „Arme" stets charakteristisch ist und auch für die Teller bei Apocynum. An jedem der zwei Teilstücke kann man in der Aufsicht drei Längslinien erkennen, zwei äußere als Begrenzung und eine mittlere. Der schematische Querschnitt (Ziff. 1 a) zeigt, was es damit für eine Bewandtnis hat, nämlich daß die Mittellinie und die Außenlinie, von oben gesehen, die Zellen zusammenschließen, die bis jetzt sezerniert haben. Die Papillen sind chronologisch in der Reihenfolge, wie sie mit der Sekretion begonnen haben, mit Ziffern bezeichnet. Es ist ganz natürlich, daß z. B. Papille 1 siebenmal mehr Schleim abgesondert hat als Papille 7, und daß somit die über ihr liegende Schicht siebenmal dicker sein wird als die der Papille 7. So kommt der dreieckige Querschnitt zustande, der in der Aufsicht die erwähnten drei Linien erkennen läßt. Die Sekretion ist im Gegensatz zu Corrys Angabe [4]), p. 176, auch hier eine subkutikulare. An der Lücke zwischen den beiden Sekretleisten sieht man ganz leicht die Kutikula als feines Häutchen herüberlaufen (c, Fig. 1 a). Sie wird aber meist nur da gut sichtbar, wo sie sich über dem Zwischenraum befindet und läßt sich am besten an Handschnitten beobachten, die einige Tage in Sudanglyzerin gelegen haben. Bald beginnt nun auch die Tätigkeit der bis jetzt noch nicht in Funktion gesetzten, in der Furchenmitte liegenden Säulenzellen, und zwar ist die Reihenfolge, in der die einzelnen eingeschaltet werden, von oben nach unten hin fortschreitend. Bei Ziff. 1 oben an den runden Enden, kann man bereits die erste Verbindung zwischen den Längsleisten wahrnehmen. Im selben Maße verlängern sich auch diese noch an ihren spitzen Enden nach unten, wie ein Vergleich mit Ziff. 2 ergibt. Ich kann nicht mit Corry [4]) übereinstimmen, der die Verlängerung der beiden Teilstücke nach unten so beschreibt, als ob der eben ausgeschiedene noch flüssige Schleim (anscheinend infolge der Schwerkraft) an der Furche herunterlaufe und so zur Verlängerung des Klemmkörpers nach unten beitrage.

Mittlerweile haben sich, in einem spitzen Winkel nach unten, rechts und links etwas von unterhalb der Furchenmitte ausstrahlend, zwei rautenförmige Gewebestreifen als Säulenzellenepithel differenziert. Es ist schwach muldenartig und liefert durch seine Tätigkeit die sog.

Arme (Fig. 12, a, Ziff. 2). Diese haben den Zweck, den Klemmkörper mit den Pollinien zu verbinden. Die Ausscheidung scheint zunächst im Gegensatz zu den Klemmkörpern an allen Stellen zu gleicher Zeit einzusetzen; ich konnte aber mitunter feststellen, daß die untere Hälfte der oberen doch zeitlich ein klein wenig voraus ist, ebenso wie die Mitte den Rändern; jedenfalls ist aber eine gewisse Tendenz zur Ausbildung von unten nach oben vorhanden, was sich auch darin äußert, daß die Arme, wenn auch nur für kurze Zeit, in keiner Verbindung mit dem Klemmkörper stehen. Sie heften sich unterhalb der Stelle an den Translator, wo dieser seine Basis zu verbreitern beginnt und

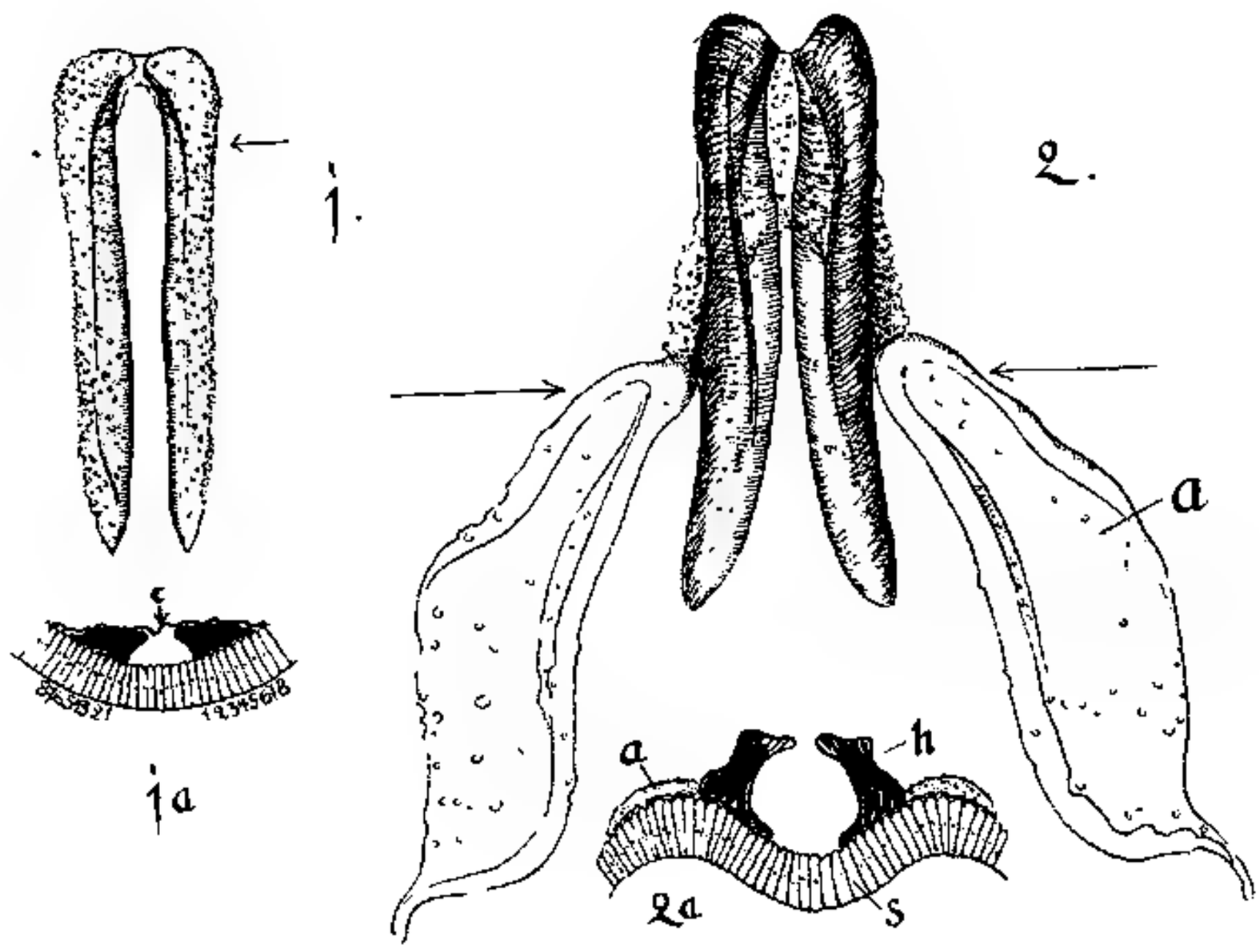


Fig. 12. Asclepias curassavica. Vergr. 66.
Ziff. 1 u. 2. Klemmkörperentwicklung (Aufsicht).
„ 1a u. 2a. Die entsprechenden schematischen Querschnitte.

seiner oberen Hälfte in der Aufsicht die Form eines gleichseitigen Dreiecks verleiht, dessen Mittelsenkrechte durch die ehemalige Trennungslinie der beiden Teilstücke dargestellt wird. Die ausgeschiedene Masse der Arme bleibt dauernd in einem zähflüssigen Zustand und verliert auch ihre gelbe Farbe nicht, im Gegensatz zu dem Klemmkörper, der allmählich während des Austrocknungsprozesses eine dunkelbraune Farbe annimmt. Die Arme bleiben bis zuletzt durch die überdeckenden Antherenflügel vor der Atmosphäre geschützt (f Fig. 14).

Betrachten wir den schematischen Querschnitt von Fig. 12, Ziff. 2a, der durch den Klemmkörper an seiner Verbindungsstelle mit den Armen in Richtung der beiden Pfeile gedacht ist. Das Kutikular-

häutchen ist verschwunden, nachdem es durch die sich höher hebenden Sekretmassen zerrissen wurde: im selben Moment setzt Schrumpfung ein, anscheinend infolge Austrocknens, was bis jetzt durch die schützende Kutikula verhindert wurde. Dadurch ziehen sich die beiden Leisten in ihrer ganzen Länge gleich unterhalb der zuerst ausgeschiedenen Masse etwas zusammen (bei h), so daß jede der Längsleisten ein im Querschnitt in der Mitte zusammengeschnürtes biskuitförmiges Aussehen bekommt (diese Einschnürung befindet sich beim fertigen Klemmkörper bei h auf Fig. 13, Ziff. 2). Gleichzeitig hat sich die Basis um den Wert einiger neu hinzutretender Zellen verbreitert, und zwar hauptsächlich nach innen. Die Struktur der ausgeschiedenen Masse selbst wird jetzt in ihrer Eigenart sehr deutlich. Da die Sekretion an der Stelle,

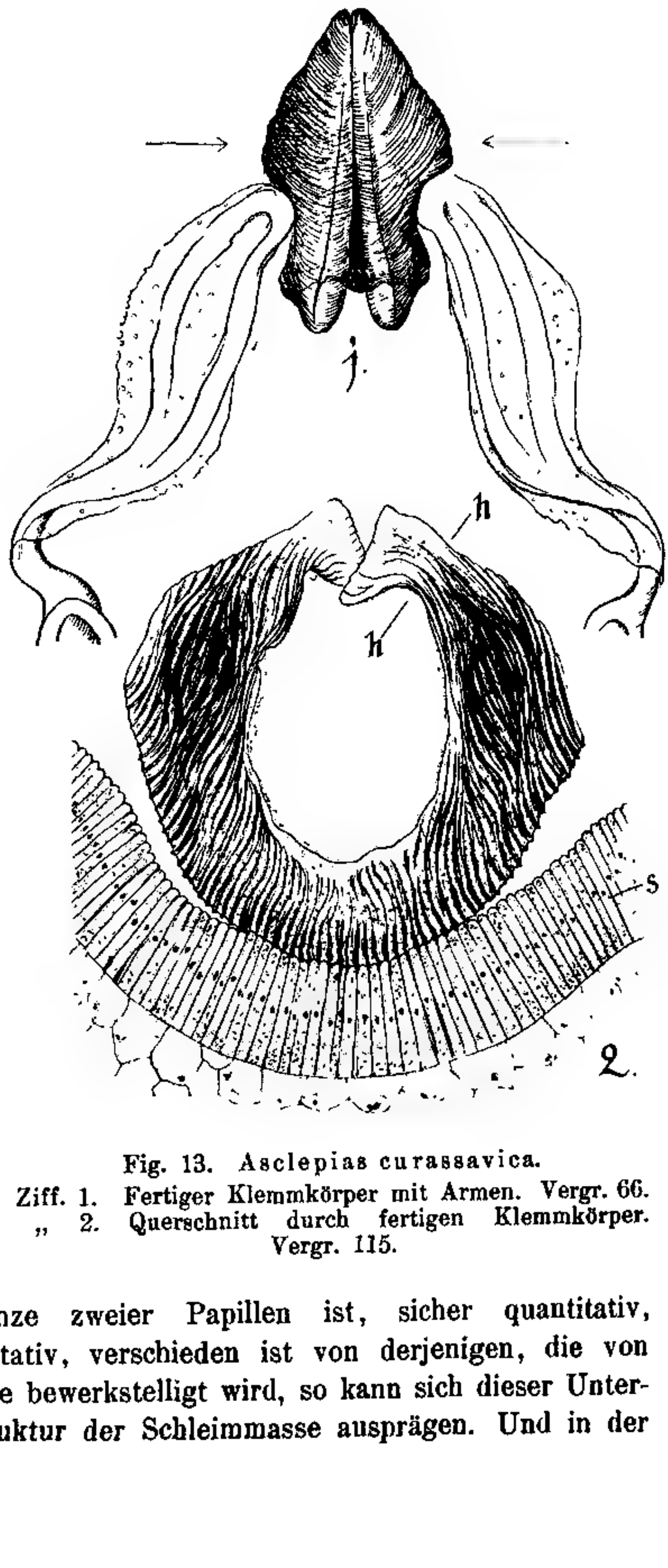


Fig. 13. Asclepias curassavica.
Ziff. 1. Fertiger Klemmkörper mit Armen. Vergr. 66.
" 2. Querschnitt durch fertigen Klemmkörper. Vergr. 115.

wo gerade die Grenze zweier Papillen ist, sicher quantitativ, wenn nicht auch qualitativ, verschieden ist von derjenigen, die von der Mitte jeder Papille bewerkstelligt wird, so kann sich dieser Unterschied auch in der Struktur der Schleimmasse ausprägen. Und in der

Tat ist das Sekret an den Orten, wo es vom Zentrum einer Papille stammt, viel heller und durchsichtiger als da, wo sich die Seitenwand der Zelle befindet. Hier ist es dunkel und tingiert sich intensiv mit Farbstoffen. Corry[4]), p. 178, hat dies auch beobachtet und spricht von „streifigem Aussehen“ (striated appearance) ohne aber genauer darauf einzugehen (s. Fig. 13, Ziff. 2 und Fig. 14).

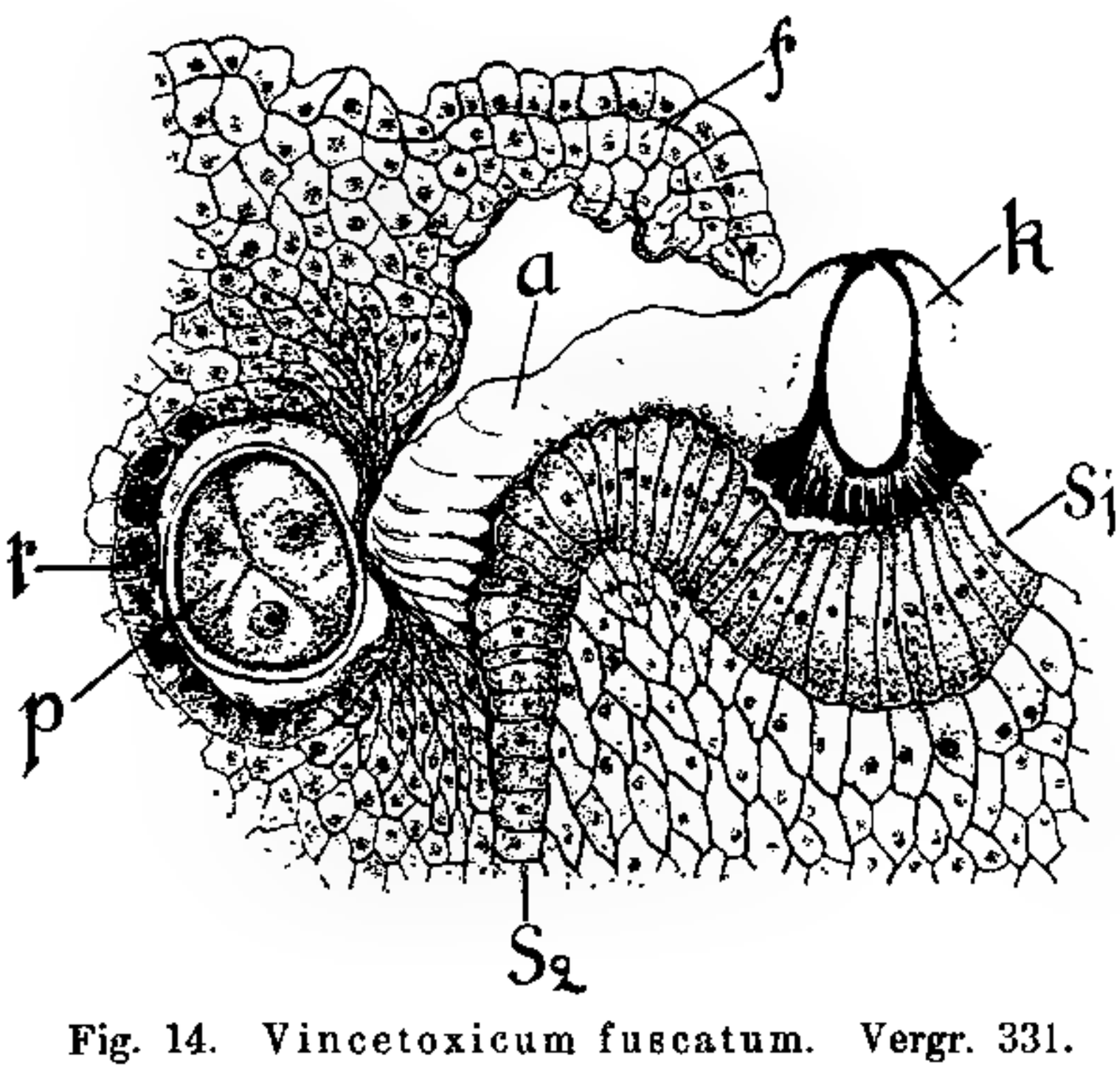


Fig. 14. Vincetoxicum fuscatum. Vergr. 331. Querschnitt durch Drüsengewebe und ausgeschiedenen Klemmkörper, dessen einer Arm gerade mit einem Pollinium in Verbindung tritt.

Den fertigen Klemmkörper mit Armen zeigt Figur 13, Ziff. 1. Die beiden ehemaligen Längsleisten sind nun fast in ihrer ganzen Länge miteinander verbunden, wie man durch den im unteren Teil auseinanderklaffenden Spalt deutlich sehen kann. Die ganze Masse des Klemmkörpers hat sich longitudinal durch Schrumpfung etwas verkürzt, während er in der Breite nicht bloß oberhalb, sondern auch unterhalb der Arme durch Sekretion außen anstoßender Papillen zugenommen hat. Wie allmählich eine Zelle nach der anderen zu diesem Behufe eingeschaltet wurde, zeigt der Querschnitt von Fig. 13, Ziff. 2. Er ist oberhalb der Ansatzstelle der Arme in Richtung der Pfeile von Ziff. 1 geführt. Infolge der bereits besprochenen streifigen Struktur des Klemmkörpers kann man mit ziemlicher Genauigkeit von jedem seiner Teile aussagen, welche Zelle ihn ausgeschieden hat. Diese „Linien gleicher Abstammung“ zeigen nun klar, wie allmählich (im Vergleich mit Fig. 12, Ziff. 2a) von innen nach außen (nach der Mitte der Furche zu umgekehrt) immer weitere Papillen bzw. Papillenreihen eingeschaltet wurden, um den Klemmkörper nach außen zu verbreitern (bzw. die beiden Längsleisten in der Mitte zu verbinden). Nach beendeter Sekretion werden auch die jüngst ausgeschiedenen Partien von der Schrumpfung in Mitleidenschaft gezogen und lösen sich von dem Zylinderepithel ab. Das Aufhören der Sekre-

tion scheint ganz plötzlich stattzufinden, denn wie aus dem Querschnitt ersichtlich, zeichnen sich die halbkugeligen Hervorwölbungen der Papillenenden scharf und deutlich auf der Rückseite des Klemmkörpers ab.

Die beiden Arme haben inzwischen keine wesentliche Veränderung erfahren, sondern sich lediglich im Verlauf zweier Längslinien etwas verdickt, die schließlich am unteren Ende zusammenschließen, um daran die Pollinien zu befestigen. In welcher Weise die Arme mit den Pollinien in Verbindung treten, zeigt Fig. 14. Sie stellt einen Querschnitt durch die linke Hälfte einer Griffelkopfkante von Vincetoxicum fuscatum dar, samt dem angrenzenden Antherenstück, in dem das Pollinium erzeugt wurde. Die Arme sind bei der Gattung Vincetoxicum senkrecht am Klemmkörper angebracht, weshalb sie auf dem Querschnitt in ihrer ganzen Länge getroffen sind. *k* ist der Klemmkörper, an den sich der ziemlich massige Arm *a* nach links angeheftet hat. Darunter die langgestreckten Säulenzellen S_1, die an der Berührungsstelle mit der Anthere auf mehr als die Hälfte ihrer früheren Länge zurückgehen (S_2). Das Pollinium *p* ist an seinem obersten Ende geschnitten. Unmittelbar links davon sind noch deutlich die mit dunklem Inhalt gefüllten Tapetenzellen *t* zu sehen, während sie auf der entgegengesetzten Seite vollständig resorbiert sind. Wenigstens ist ihre ehemalige Anwesenheit nicht mehr festzustellen, Das Sekret für die Bildung des Armes ist an dieser Stelle so reichlich ausgeschieden worden, daß es alle zwischen ihm und dem Pollinium gelegenen Zellen zusammengedrückt hat, um mit diesem in Verbindung zu treten, wenn die dazwischen befindlichen Zellreste aufgelöst sind. Ob diese Auflösung vom Pollinium selbst ausgeht, oder ob der die Zellen zusammenpressende Schleim des Armes einen diesbezüglichen Reiz ausübt, konnte ich bei diesem Objekt infolge der Jahreszeit nicht mehr feststellen. Eine Untersuchung von Asclepias curassavica zeigte aber, daß das Öffnen der Antheren niemals eintritt, bevor nicht die Arme soweit ausgebildet sind, wie Fig. 12, Ziff. 2 zeigt. Mit ihrem untersten Ende berühren die Arme in diesem Stadium schon die Antherenwand, und genau hier ist die Stelle, wo auch ihre Auflösung zuerst eintritt. Jedenfalls macht es auch bei Asclepias curassavica den Eindruck, als ob eine Mitwirkung der Arme dazugehört, um die Dehiscenz wenigstens einzuleiten.

Zum Schluß möchte ich noch auf die wichtige Beziehung verweisen, die die Klemmkörper mit den Löffeln der Periploceen verbindet. Es ist beim genauen Zusehen gar kein so prinzipieller Unterschied zwischen den beiden. Dies sollen die drei Schemata von Fig. 15 dartun. Der Klemmkörper selbst entspricht der Schaufel. Würde diese

sich auch mit ihren Rändern gegen die Mitte zu einbiegen (Ziff. 2) und nur einen schmalen Spalt übrig lassen (Ziff. 3), dann hätten wir einen typischen Klemmkörper mit Längsschlitz. Würde hingegen der Klemmkörper sich nicht schließen, sondern ausgebreitet bleiben, so hätten wir eine typische Schaufel (Ziff. 1). Ihre ontogenetische Entwicklung aus zwei Teilen erlaubt einen weiteren Vergleich ebenso wie diejenige der zwei Arme einerseits und des Löffelstieles andererseits. Wären die ursprünglichen zwei Teile des Stieles niemals miteinander verschmolzen, so hätten wir die zwei Arme des Klemmkörpers vor uns (s. Ziff. 2; vgl. ferner den anormalen Löffei auf Fig. 8, Ziff. 1); wären dagegen die zwei Arme des Klemmkörpers im Laufe ihrer Entwicklung miteinander in Verbindung getreten, dann hätten wir ein Gebilde vor uns ähnlich wie der Stiel des Löffels. Löffelstiel und Arme haben auch

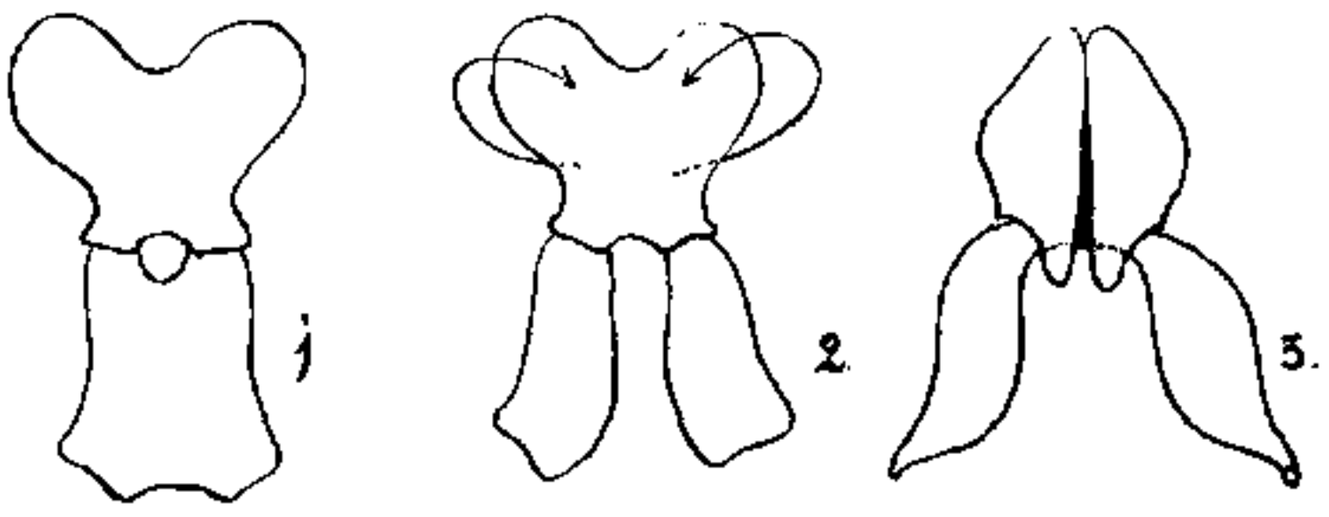


Fig 15. Schema des hypothet. Übergangs der Löffel zu den Klemmkörpern.

das eine noch gemeinsam, daß sie beide als ursprünglich selbständige Gebilde auftreten und sich erst in zweiter Linie mit dem Klemmkörper bzw. der Schaufel verbinden. Schema 2 auf Fig. 15 stellt das hypothetische Mittelglied dar, zwischen dem erwähnten anormalen Löffel von Periploca (Ziff. 1) und dem Klemmkörper mit Armen von Asclepias (Ziff. 3).

Man kann wohl mit Recht auf Grund der gesamten vorhergehenden Untersuchungen systematische Konsequenzen ziehen und einen Vorschlag von Delpino[5]), p. 15, unterstützen, der dahin geht, die von Jussieu seinerzeit vorgeschlagene große Familie der Apocynaceen wieder herzustellen und sie in drei große Unterfamilien einzuteilen, die Apocyneen, Periploceen und Asclepiadeen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Infloreszenzstände der Asclepiadeen sind, wie ein Vergleich mit den Apocyneen zeigt und experimentelle Ergebnisse beweisen, als ursprünglich terminal zu betrachten.

2. Die Reduktion der Pollenfächer auf zwei ist phylogenetisch zustande gekommen unter allmählicher Umwandlung der Antherenseiten

zu sog. Leitschienen, mit der schon bei den Apocyneen eine teilweise Rückbildung des äußeren Pollenfaches Hand in Hand geht.

3. Die äußerlich fünfkantige Gestalt des von nur zwei Griffeln zusammengesetzten Griffelkopfes ist auf Druckwirkung der sich anlegenden fünf Antheren zurückzuführen.

4. Die eigentliche Narbe der Asclepiadeen ist auf die Griffelkopfunterseite beschränkt durch Funktionsänderung des ursprünglich auch die oberen und seitlichen Partien bekleidenden Narbengewebes. Dieses dient jetzt nur mehr zur Klebstoffbildung bzw. Translatorenausscheidung. Mit dieser Funktionsänderung läuft parallel auch Umwandlung der übrigen Blütenteile (z. B. die Ausbildung der Leitschienen und Pollenkammer).

5. Die Translatoren können nicht mehr als alleiniges Charakteristikum der Asclepiadeen gelten. Es finden sich unter den Apocyneen bei der Gattung Apocynum analoge Gebilde von tellerförmiger Gestalt, die ebenfalls die Aufgabe haben zur Übertragung des Pollens zu dienen.

Die Löffel von Periploca sind auch reine Sekretbildungen und setzen sich wie die Translatoren der Cynanchoideen aus ursprünglich vier getrennten Teilstücken zusammen. Diese lassen sich leicht mit denen der Klemmkörper parallelisieren: Die oberen zwei, die die Schaufel bilden, entsprechen dem aus zwei Längsleisten gebildeten eigentlichen Klemmkörper, und die unteren zwei, die den Stiel zusammensetzen, sind den beiden Klemmkörperarmen morphologisch gleichzusetzen.

Wenn aus den vorhergehenden Ergebnissen systematische Konsequenzen gezogen werden, muß die schon von Jussieu vorgeschlagene Zusammenfassung der Apocyneae und Asclepiadeae zu der großen Familie der Apocynaceae wieder eingeführt werden.

Vorliegende Untersuchung wurde ausgeführt im Botanischen Institut der Universität München in der Zeit von Dezember 1919 bis März 1921.

Leider mußten infolge der traurigen Zeitumstände die Abbildungen in ihrer Zahl aufs äußerste beschränkt und in ihrem Ausmaß erheblich verkleinert werden.

Schließlich ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimen Rat v. Goebel auch an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit, sein großes Interesse und seine allzeit freundliche Unterstützung den geziemenden Dank auszusprechen.

Literatur.

1) Behrens, Wilhelm Julius, Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Inauguraldissertation, Göttingen 1875.
2) Brown, Rob., Miscellaneous Bot. Works. Vol. II. On the Asclepiadaceae, a natural order of plants separated from the Apocyneae of Jussieu. Edinbourgh 1811.
3) Church, A. H., Types of floral mechanism. Oxford 1908.
4) Corry, E. T., On the structure and development of the Gynostegium and the mode of fertilization in Asclepias Cornuti Decaisne. 1883. Transactions of the Linnean Society of London. Second series, Vol. II.
5) Delpino, Federigo, Sugli Apparecchi della Fecondazione nelle Piante Antocarpee (Fanerogame).
Sommario di osservazioni fatte negli anni 1865—66. Firenze 1867.
6) Eichler, A. W., Blütendiagramme, I. Teil. Leipzig 1875.
7) Engler, A., Beiträge zur Kenntnis der Antheren-Bildung der Metaspermen, III. Pringsheims Jahrbücher, Bd. X, Leipzig 1876.
8) Frye, Th. C., A morphological study of certain Asclepiadaceae. Bot. Gazette, Vol. XXXIV, Dezember 1902.
9) Goebel, K., Organographie. 1. Aufl. 1898.
10) Hildebrand, F., Federigo Delpinos Beobachtungen über die Bestäubungseinrichtungen bei den Phanerogamen. Mit Zusätzen und Illustrationen. Bot. Zeitung 1867, Nr. 34 und 35, Leipzig.
11) Hochstetter, Ch. F. Über Anwachsungen der Blattstiele oder Blattscheiden, Äste und Blütenstiele verschiedener Pflanzen, mit zerstreuten Bemerkungen über Blattstellung. Flora 1850, Regensburg.
12) Ludwig, F. R., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.
13) Schumann, K, Apocynaceae, Engler-Prantls Nat. Pflanzenfamilien. IV. Teil 1. Abteilung, Leipzig 1897
14) — Asclepiadaceae, Engler-Prantls Nat. Pflanzenfamilien. IV. Teil, 2. Abteilung, Leipzig 1897.
15) Volkens, G., Über die Bestäubung einiger Loranthaceen und Proteaceen. Schwendener-Festschrift. Berlin 1899.
16) Warming, Eug., Forgreningsforhold hos Fanerogamerne. Kopenhagen 1872.
17) Wydler, H., Morphologische Mitteilungen. 1. Infloreszenz von Vincetoxicum officinale, medium und nigrum. Flora 1857, Regensburg.

Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien,

unter besonderer Berücksichtigung der Arbeit von A. Arber; „Th Phyllode Theory of the Monocotyledonous Leaf, with Special Reference to Anatomical Evidence“ [1]).

Von E. von Gaisberg.

Mit Tafel I -III.

Solereder entdeckte 1913 das Vorkommen von inversen Leitbündeln in den Blättern verschiedener Hydrocharitaceen. A. Arber beschreibt in ihrer Arbeit: „The Phyllode Theory of the Monocotyledonous Leaf“ noch eine Reihe anderer monokotyler Formen mit inversen Leitbündeln in den Blättern, die teils von ihr, teils von anderen bemerkt worden waren. A. Arber betrachtet diese anatomische Eigentümlichkeit als eine weitere Stütze für die Theorie de Candolles, nach welcher die Monokotylenblätter Phyllodien darstellen, bzw. für die Weiterführung der Theorie durch Henslow, welche die Monokotylenblätter mit ausgeprägter Blattspreite betrifft. Derzufolge entspricht diese letztere dem verbreiterten oberen Teil des Blattstiels des Dikotylenblattes und ist also nicht der Blattspreite der Dikotylen homolog.

A. Arber sagt über die Bedeutung der inversen Leitbündel in Blättern für die Phyllodientheorie (a. a. O. p 497): „The phyllode theory has hitherto been based entirely on external morphology, but, in the second part of this paper, reason is given — on the ground of a comparison of Dicotyledonous scale-leaves, petioles and phyllodes with the leaves of Monocotyledons — for the view that the occurence of inverted vascular bundles towards the adaxial face of a leaf, may be an indication of phyllode morphology“.

Weshalb sprechen nun nach A. Arber diese inversen Leitbündel für die Phyllodiennatur der betreffenden Monokotylenblätter? Einer der in der Arbeit angeführten Gründe ist der, daß die bekannten Phyllodien der neuholländischen Acacia-Arten inverse Leitbündel zeigen.

Ist es berechtigt, auf Grund davon allgemein von „phyllodic anatomy“ zu sprechen (a. a. O. p. 476), wenn eine Blattspreite inverse Leitbündel enthält?

---

1) 1918.

Es scheint mir nicht so, weil es nicht zum Wesentlichen der Phyllodien gehört, daß sie inverse Leitbündel haben. Wie Goebel in der Org. I, 2. Aufl. p. 288[1]) gezeigt hat, sind die Phyllodien der australischen Acacia-Arten unifazial, d. h. die Unterseite hat sich ehr stark entwickelt, während die Oberseite im Wachstum stark gehemmt ist, so daß sie schließlich ganz verschwindet. Dadurch kommen natürlich die -- ursprünglich normalen — Leitbündel in scheinbar inverse Lage. Nun gibt es aber viele nicht als Phyllodien ausgebildete Blattstiele, die unifazial sind — wie man deutlich beim Übergang von Scheide in Stiel verfolgen kann. Andererseits gibt es auch viele deutlich bifazial ausgebildete Blattstiele, und dementsprechend kommen auch Phyllodien ohne inverse Leitbündel vor, so das von A. Arber selbst angeführte von Oxalis bupleurifolia, das eben einen bifazialen Blattstiel darstellt bzw. aus ihm hervorging.

Es scheint mir daher, daß der Vergleich mit den Phyllodien der Dikotylen eine überzeugende Stütze für die Theorie der Phyllodien-Natur der Monokotylenblätter nicht liefert.

Es soll nun in folgendem die Frage besprochen werden, ob die Phyllodientheorie wirklich die einfachste und am meisten befriedigende Erklärung für die Parallelnervigkeit der Monokotylenblätter und die inverse Stellung der Leitbündel bei vielen derselben ist, oder ob das Monokotylenblatt — und zwar speziell dasjenige mit ausgeprägter Spreite — (die Typen, die A. Arber als Leaf-base phyllodes bezeichnet, habe ich nicht untersucht) nicht zwangloser als eine andersartige Modifikation eines dikotylenähnlichen Blattes sich darstellt.

Ich möchte hier zunächst die Entwicklungsgeschichte in Betracht ziehen. Diese gibt — soweit ich es untersucht habe und aus Abbildungen bei Goebel[2]) und Deinega[3]) entnehme, keinerlei Anhaltspunkte für die Phyllodientheorie. A. Arber hat sie in ihrer Arbeit nicht berücksichtigt, aber sie muß doch zur Beurteilung der Frage mindestens ebenso herangezogen werden wie die anatomischen Verhältnisse.

Wo bei Dikotylen typische Phyllodien bekannt geworden sind, kann man ihr Zustandekommen entwicklungsgeschichtlich nachweisen. Die Übergänge vom ausgebildeten Fiederblatt zum Phyllodium, die man bei den neuholländischen Akazien deutlich verfolgen kann, sind ja bekannt. Auch bei den typischen Niederblättern kann man das Oberblatt deutlich an ganz jungen Entwicklungsstadien noch nachweisen.

---

1) A. Arber sind diese Ausführungen, wie es scheint, nicht bekannt gewesen.
2) 1883.
3) 1898.

Vom entwicklungsgeschichlichen Standpunkt aus erscheint mir die Phyllodientheorie für Monokotylenblätter gekünstelt. Es muß freilich noch viel mehr Material entwicklungsgeschichtlich untersucht werden, als es in der vorliegenden kurzen Arbeit geschehen ist. Aber in der Entwicklungsgeschichte der Pontederiaceen, die ich vor allem untersuchte konnte ich nichts von einer verkümmerten Blattspreite sehen, die man, wenn, wie A. Arber annimmt, eine „Pseudo-lamina“ (a. a. O. p. 470) vorliegt, an der Spitze noch hätte finden müssen.

Bei Heteranthera reniformis z. B. kann man bei den jungen Blättern schon eine deutlich ausgebildete Lamina erkennen, wenn die beginnende Entwicklung des Stiels sich erst als Einbuchtung zwischen Lamina und Blattgrund zu erkennen gibt. (Fig. 1 u. 2). Dasselbe gilt für Heteranthera zosterifolia. Die bandförmigen Wasserblätter dieser Art sind in den ersten Entwicklungsstadien den Blättern von Het. reniformis sehr ähnlich, wie die Fig. 3 u. 4 zeigen. Sie haben ursprünglich eine breite Lamina, die sich dann stark in die Länge streckt. Auch bei Eichhornia azurea, Pontederia crassipes und cordata konnte ich nichts von einer verkümmerten Spreite sehen. Auch Deinega[1]) findet keine Besonderheit in der Entwicklung des Blattes von Eichhornia, die er folgendermaßen schildert (p. 448): „Dieses Primordialblatt fängt an, sich in das verbreiterte Oberblatt und den Blattgrund zu differenzieren, wobei der verschmälerte Teil zwischen beiden sich später als Blattstiel entwickelt“.

Auf das „Anhängsel“ der Pontederiaceen komme ich später noch zu sprechen.

Auch bei Sagittaria platyphylla und sagittifolia und bei Limnobium zeigte die Blattentwicklung nichts, was zugunsten der Phyllodientheorie sprechen könnte.

Eine Anzahl der von A. Arber angeführten Formen mit inversen Leitbündeln fällt unter die von Goebel in der Org. I, 2, p. 278 als unifazial bezeichneten Blätter, so die „isobilateral equitant leaves“ (a. a. O. p. 482) und Allium und Juncus. Goebel führt in seinem Kapitel „Unifaziale Blätter“ noch andere dieser Art an, so Scirpus, (nicht ganz unifazial, aber mit starker Exotrophie), dann Leptotes bicolor, Angraecum distichum, Vanda teres und Sanseviera cylindrica. Es ist hier nach Goebel überall die inverse Stellung der Leitbündel eine notwendige Folge des starken Wachstums der Unterseite. Bei dem von Goebel in der „vergleichenden Entwicklungsgeschichte“ (p. 218ff.) unter-

1) 1898.

suchten Allium Schoenoprasum und Iris variegatum ist entwicklungsgeschichtlich nichts von einer rudimentären Blattspreite zu sehen, sondern eine deutliche Gliederung in Ober- und Unterblatt. Es erscheint mir die Erklärung, die Goebel für diese anatomisch merkwürdigen Blätter gibt, die zwanglosere und bessere zu sein, und ich kann keinen Grund dafür sehen, diese Blätter als Phyllodien aufzufassen.

Schwieriger sind die Verhältnisse bei den Monokotylen mit dünner, flacher Lamina und inversen Leitbündeln, so bei den Pontederiaceen, für welche A. Arber eigentümliche anatomische Strukturen nachgewiesen hat, die ich nachuntersuchte. Die Pontederiaceen besitzen einen radiären Blattstiel (Fig. 7). Diesen trifft man ja häufig auch bei Dikotylen an. Ich möchte zum Vergleich die Schilderung Schrödingers heranziehen, die dieser in seiner Arbeit: „Das Laubblatt der Ranunculaceen" von den anatomischen Verhältnissen in den Blattstielen und Spreiten dieser Familie gibt. Es besteht zunächst eine große Ähnlichkeit zwischen Heteranthera reniformis und Trollius europaeus in der anatomischen Struktur von Blattscheide bzw. Blattstiel. Der Blattstiel von Trollius ist nach Schrödinger unifazial, doch treten schon in der Scheide kleine inverse Leitbündel auf, die aber im Blattstiel an eines der Hauptleitbündel anlaufen. Diese beiden inversen Leitbündel sind auch bei den Heterantheren vorhanden, so bei Heteranthera reniformis (s. Fig. 5 a, b)[1]) und den Luftblättern von Heteranthera zosterifilia und graminifolia. Sie zweigen sich, wie — nach Schrödinger — die beiden inversen Leitbündel von Trollius, unter gleichzeitiger Drehung von zwei der größeren sämtlich normal orientierten Leitbündeln der Scheide ab, bei Het. reniformis z. B. ziemlich früh von den beiden großen Leitbündeln rechts und links vom medianen (s. Fig. 5 β, t). Sie stehen dann, wie die Abbildung zeigt, dem Gefäßbündelhalbkreis gegenüber. — Nebenbei erwähnen möchte ich hier die Eigentümlichkeit, daß bei den Wasserblättern von Heteranthera zosterifolia in der Scheide keine inversen Leitbündel vorkommen, daß also — wie es scheint beim Übergang von Scheide in Oberblatt — die beiden Leitbündel rechts und links vom medianen sich drehen, bis sie schließlich invers sind. Es finden sich dann in der Lamina nur diese beiden Leitbündel invers orientiert, alle übrigen des Leitbündelkreises haben die normale Lage (s. Fig. 8 a, b und c).

Ähnlich wie bei Trollius laufen auch die inversen Leitbündel der Scheide von Het. reniformis mit von der Scheide in den radiär werdenden Blattstiel hereinziehenden Leitbündeln zusammen. Aber während

1) In allen Figuren, in die Gefäßbündel eingezeichnet sind, ist das Xylem schwarz gehalten (bzw. gestrichelt), das Phloem weiß.

bei Trollius der geschlossene Leitbündelkreis nach Schrödinger beim Übergang in die Blattspreite sich öffnet, geht er bei den Heterantheren und anderen Pontederiaceen geschlossen in die Blattspreite über. Wenn man nur die anatomischen Verhältnisse in Betracht zöge, so könnte man, wie der Querschnitt durch den Blattstiel und die Lamina von Pontederia crassipes (Fig. 9 a—d) zeigt, die Lamina wohl als einen verbreiterten Blattstiel auffassen. Aber die eigentümlichen anatomischen Verhältnisse lassen sich durch den Vergleich mit einigen Gruppen von Dikotylen, auf den ich jetzt besonders eingehen möchte, auch auf eine Art deuten, die mit der Entwicklungsgeschichte in besserem Einklang steht wie die Phyllodientheorie.

Wenn A. Arber schreibt (a. a. O. p. 487) „The anatomical argument in the present paper is based upon the assumption that the occurence of inverted bundles which characterizes the leaves of a large number of Monocotyledons is a feature which is normally absent from the laminae of Dicotyledons (excluding the principalribs)", so gibt es doch unter den Umbelliferen einige Formen mit inversen Leitbündeln in den Blättern, deren Untersuchung für unsere Frage von großer Bedeutung ist.

Wie Möbius [1]) und dann Solereder [2]) feststellen, gibt es unter den Eryngien eine Anzahl von Arten, die regelmäßig die inversen Leitbündel in den Blättern zeigen. Ich verweise hier auf die beiden ausführlichen Arbeiten von Möbius in Pringsheims Jahrbüchern, Bd. XIV und XVII: „Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen Eryngien" und bilde nur einige Querschnitte durch die Blätter von parallelnervigen monokotylenähnlichen Eryngien ab. Die Abbildungen (Fig. 10 u. 11) zeigen die inversen Leitbündel, die namentlich bei Eryngium bromeliaefolium jeweils einem normal orientierten gegenüberstehen. Der Querschnitt ist in der Mitte kaum dicker als an den Seiten, eine eigentliche Mittelpartie ist also nicht mehr vorhanden [3]). Man kann nun, wie Bitter dies in seiner Arbeit: „Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen" tut, diese schmalblätterigen monokotylenähnlichen Eryngien ableiten von der handnervigen Lamina von Eryngium planum und alpinum (s. a. a. O. p. 251 ff.), wenn man sich vorstellt, daß diese sich stark in die Länge gestreckt hat, so daß die Nerven mehr und mehr parallel wurden und Formen wie Er. foetidum und Er. ebracteatum entstanden, die nach Möbius (a. a. O. p. 386)

1) Pringsheims Jahrb. Bd. 14 u. 17.
2) 1899.
3) Bei Er. floribundum kommen auch in den stärkeren Blattzähnen inverse Leitbündel vor (Möbius a. a. O. XIV, p. 400.)

„noch dem netzartigen Typus angehören, aber langgestreckt und schmal sind". An sie schließen sich nach Bitter die monokotylenähnlichen Eryngien an.

Man kann aber auch mit Möbius annehmen, daß die Blätter dieser Formen der verbreiterten Mittelrippe fiederspaltiger Eryngiumblätter entsprechen. Möbius sagt in oben angeführter Arbeit: „Da die Umbelliferen meist gefiederte oder, wie viele Eryngien, fiederspaltige Blätter besitzen, lassen sich die Blattorgane der schmalblätterigen Eryngiene aus denselben jedenfalls am einfachsten ableiten, wenn man sie als den Blattspindeln bzw. Mittelrippen analoge Gebilde auffaßt. . . Wir werden annehmen, daß sich die Blattspindel verbreitert hat, während die Fiederlappen reduziert sind und bei den extremsten Formen nur noch als Zähnchen auftreten".

Eryngium campestre z. B. ist reich gefiedert und hat eine dicke, breite Mittelrippe, in der zahlreiche parallele Leitbündel verlaufen, die teilweise schon ± inverse Stellung aufweisen (s. Möbius a. a. O. p. 386). Aus Formen wie Eryngium campestre kann man sich leicht Er. serra und dann Er. bromeliaefolium und pandanifolium durch Reduktion der Fiederung und Verbreiterung der Mittelpartie entstanden denken. Das Vorkommen der invers orientierten Leitbündel bei diesen drei Formen wäre durch diese Ableitung verständlich gemacht, während ich bei Er. planum keine inversen Leitbündel feststellen konnte. Nach Möbius sind „die ersten Laubblätter von Er. Lasseauxi" — die ganz parallelnervig ist — „mit breiten Zähnen versehen; die späteren Blätter werden immer schmäler und ihre Zähne immer mehr auf stachelähnliche Gebilde reduziert", was auch für die eben angeführte Ableitung spricht. Die parallelnervigen Blätter der monokotylenähnlichen Eryngien weisen auch eine viel größere Anzahl von Nerven auf, als die bei Eryngium planum am Grund der Lamina entspringenden, während die Mittelpartie von Er. campestre von zahlreichen parallelen Nerven durchzogen ist. Wie dem auch sei — jedenfalls zeigen die verschiedenen Blattformen der Eryngien deutlich, wie ein Monokotylenblatt aus einem dikotylen hervorgehen kann durch Verbreiterung der Mittelpartie bzw. Streckung einer handnervigen Lamina. Interessant ist der Vergleich der Mittelpartie der Spreite von Eryngium serra mit der Hauptrippe von Sagittaria montevidensis durch die auffallende Ähnlichkeit der anatomischen Struktur (s. Fig. 12a u. 13).

Wie bekannt, kommt es häufig vor, daß die Struktur des Blattstiels sich in die Mittelrippe fortsetzt, auch wenn er radiär ist, so daß viele Mittelrippen einen geschlossenen Leitbündelkrcis aufweisen. Ein Beispiel dafür ist, um nur eins zu nennen, Taraxacum off. (s. Fig. 14).

Dann kommt die radiäre Blattspindel häufig bei Umbelliferen vor, so z. B. bei Foeniculum vulgare und bei einer Reihe von Formen, die besonders interessant sind, weil sie noch schöner als die Eryngien zeigen, wie ein mit ausgeprägter Lamina versehenes Monokotylenblatt mit inversen Leitbündeln zustande gekommen sein kann. Es sind dies die Gattungen Oenanthe, Ottoa und Crantzia, deren Blätter eine hübsche Reduktionsreihe der Blattfiedern darstellen. Diese wurde von Bitter in der öfters erwähnten Arbeit 1897 beschrieben; ich untersuchte sie auf ihre anatomischen Verhältnisse.

Die Gattung Oenanthe hat Vertreter mit doppelt gefiederten Blättern, wie z. B. Oe. Lachenalii. (Die Hochblätter bestehen hier nur aus Scheide und Endfieder.)

Oenanthe fistulosa nun bringt zunächst — wie schon Bitter a. a. O., p. 242 anführt — auch doppelt gefiederte Blätter hervor, aber die. späteren Blätter haben nur noch einfache Fiedern, die an den Leitbündelringen sitzen, die die Rhachis in einzelne Abschnitte teilt.

Bei Oenanthe Hookeri (Untersuchungsmaterial aus dem Münchener Herbar) sind diese Fiedern schon sehr klein geworden. Nach Bitter ist „schon bei einigen kapländischen Oenanthe-Arten (Oe. filiformis, Dregeana) der Schwund der Seitenfiedern ein vollständiger" (a. a. O., p. 272).

Bei der Gattung Ottoa und bei Crantzia ist nur die drehrunde, durch Leitbündelringe segmentierte Rhachis noch zurückgeblieben. Interessant ist nun — wie dies Bitter in seiner Arbeit anführt und abbildet und ich mich an Münchener Herbarmaterial überzeugen konnte — daß bei Crantzia Formen vorkommen, wo die Rhachis sich flächenförmig verbreitert hat und nun ein parallelnerviges, monokotylenähnliches Blatt darstellt, das durch Leitbündelringe segmentiert ist. Es hat sich hier also ein ähnlicher Vorgang abgespielt, wie ihn nach der oben gemachten Annahme das Zustandekommen des Monokotylenblattes mit inversen Leitbündeln verursacht hat.

Die Anordnung der Leitbündel im flächenförmig gewordenen Crantziablatt entspricht dem, was zu erwarten war.

Der Blattstiel von Oenanthe fistulosa ist unifazial. Es ist deutlich zu verfolgen (Fig. 15—19 d), wie beim Übergang der Scheide in den Stiel die Exotrophie immer stärker wird, so daß die Gewebsbrücke, deren äußerer Rand der Oberseite entspricht, schließlich verschwindet. Die Oberseite wird am Blattstiel nur noch durch den Punkt zwischen den beiden Sklerenchymteilen dargestellt, die sich am Grund der Scheidenflügel befinden; sie ist also eigentlich überhaupt verschwunden. Im Verlauf der Rhachis taucht sie dann wieder auf, indem sich zwischen den beiden

Sklerenchymteilen eine Rinne bildet. Die Rhachis ist aber immer noch sehr stark exotroph, wie die Abbildungen zeigen.

Das Blatt von Ottoa, das von der Spitze bis zur Scheide durch Leitbündelringe segmentiert ist, zeigt auch annähernd runden Querschnitt (s. Fig. 20).

Der Querschnitt des vorhin beschriebenen Blattes von Crantzia ist nun fast rechteckig. Die Leitbündel sind teils invers, teils normal orientiert (Fig. 21) und zwar genau in der Anordnung, wie man es erwarten muß, wenn man sich die Rhachis von Oenanthe oder Ottoa von oben und unten her zusammengedrückt denkt. Ein Blattstiel scheint wie bei Ottoa zu fehlen, die Leitbündelsegmente gehen bis zur Scheide durch.

Wenn man nur das Blatt von Crantzia kennte, so läge auch hier die Vermutung nahe, man habe ein Phyllodium vor sich. Aber das gefiederte Oenanthe-Blatt mit der drehrunden Rhachis zeigt uns den Weg, auf dem sich die eigentümliche anatomische Struktur des Crantziablattes ausgebildet haben wird. Auf Grund dieses Vergleichs läßt sich für die Pontederiaceen eine ähnliche phylogenetische Ableitung denken.

Der Einwand, den A. Arber gegen diese „Mittelrippentheorie" anführt (a. a. O. p. 476): „the lack of any indication of external lateral appendages" kann, wie schon erwähnt, ebenso stark gegen die Phyllodientheorie erhoben werden, da sich eben entwicklungsgeschichtlich bis jetzt nirgends eine verkümmerte Spreite bei den betreffenden Monokotylen nachweisen ließ.

Die Pontederiaceenblätter sind so reichlich innerviert, daß man sie sich schwerlich aus einem Blatt mit Handnervatur abgeleitet denken kann, da bei einem solchen sich doch nur eine beschränkte Zahl von Hauptnerven findet. Auch sind die Spreiten der Pontederiaceen nicht langgestreckt, sondern gedrungen. Doch sind vielleicht solche Monokotylenblätter, die weniger Nerven aufweisen, aus Blättern mit Handnervatur durch Streckung der Spreite entstanden. Es ist ja gut denkbar, daß auch hier, wie so oft im Pflanzenreich, gleiche Ziele auf verschiedene Weise erreicht werden.

So wäre z. B. auch möglich, daß die Struktur gewisser Monokotylenblätter dadurch zustande gekommen ist, daß ein unifazial ausgebildetes Blatt sich flächenförmig verbreitert hat, so wie dies Goebel in der Org. p. 278 für Allium Schoenoprasum u. a. angibt.

Die Zusammenstellung der Blattformen der Plantagineen gibt uns auch ein anschauliches Bild dafür, wie ein Blatt, das einer Monokotylen angehören könnte, aus einem gefiederten Blatt hervorgegangen ist (s. die Fig. 24a—r, 25, 26, deren Originale sämtlich aus dem Münchener Herbar stammen); es sind dort, wie man an den Figuren sieht, Typen mit

verschiedenen Blattformen unter dem Sammelnamen Pl. coronopus zusammengefaßt. Inverse Leitbündel sind hier nicht vorhanden, da der Stiel bifazial ist.

Unsere einheimischen Plantago-Arten haben ja bekanntlich ein einfaches Blatt mit paralleler Nervatur. Die Sektion Coronopus und andere aber besitzen gefiederte Blätter. Wie die Figuren zeigen, gibt es Blätter mit ganz schmaler Rhachis und doppelter Fiederung (s. Pl. Cupani Fig. 24 l und Pl. coronopus Fig. 24 f). Die parallelnervige Rhachis wird nun immer breiter, die Fiedern immer kleiner und spärlicher, bei Pl. Loefflingii (Fig. 24 p) z. B. sind sie nur noch als kleine Spitzchen an der stark verbreiterten mittleren Partie zu sehen. Pl. media und lanceolata haben ja auch noch entfernt gezähnte Blätter.

Ein Dikotylenblatt von anderem Typus als Pl. coronopus besitzt Pl. palmata; es ist gelappt (s. Fig. 25) und handnervig. Vielleicht ist aus ihm das Blatt von Pl. major (Fig. 26) durch Streckung und Verlust der Lappen hervorgegangen; Reste der letzteren wären dann noch dargestellt durch die beiden kleinen Lappen am Grund des Blattes von Pl. major (Fig. 26). Es ist ja wohl denkbar, daß auch innerhalb einer Familie das gleiche Ziel durch Umbildung zweier verschiedener Typen gleichsam angestrebt wird.

Die angeführten Tatsachen zeigen, wie wichtig der Vergleich der monokotylenähnlichen Blätter dikotyler Formen mit verwandten Arten vom Dikotylenblatt-Typus ist für die Frage nach der Ableitung des Monokotylenblattes mit ausgeprägter Lamina. Es liegt nahe, sich dessen Entstehung analog zu denken der von Crantzia, von den monokotylenähnlichen Eryngien und Plantagineen. Die Phyllodientheorie erscheint mir, wie schon gesagt, deshalb bis jetzt hier nicht als das Gegebene, weil kein Fall bekannt ist, wo das Monokotylenblatt mit ausgeprägter Lamina sich nicht ebenso anlegte wie dasjenige der Dikotylen. Das Vorkommen der inversen Leitbündel, das nach A. Arber eine solch starke Stütze für die Phyllodientheorie darstellt, kann, wie ich im vorstehenden zu zeigen versuchte, auch anders erklärt werden, und die durch die geschilderten Dikotylen nahegelegte Auffassung erscheint mir deshalb als die einfachere, weil sie den Teil des Blattes, der sich entwicklungsgeschichtlich genau wie die Spreite dikotyler Blätter anlegt, auch als dieser Spreite homolog ansieht.

Freilich — nimmt man ein gegliedertes Blatt zum Ausgangspunkt für das Monokotylenblatt, so käme dann auch hier in der Einzelentwicklung nicht mehr die phylogenetische Entwicklung zum Ausdruck. Es ist mir aber, wie schon gesagt, kein Fall bekannt, wo in einer Familie

Phyllodien auftreten, die entwicklungsgeschichtlich überhaupt nicht mehr als Phyllodien nachweisbar sind. Bei den Plantagineen mit parallelnervigen Blättern aber konnte ich auch in frühen Stadien der Entwicklung keine Andeutung von Fiederung mehr nachweisen, obwohl der Vergleich der einzelnen Formen, wie gezeigt wurde, deutlich den phylogenetischen Zusammenhang der einfachen mit den gefiederten Arten zeigt. Denkt man sich die gefiederten Formen verschwunden, so bleiben die monokotylenähnlichen Blätter unserer einheimischen Arten ohne Andeutung ihrer phylogenetischen Abstammung zurück. — Bei den in Frage kommenden Eryngien sind nach Möbius — wie schon angeführt — die ersten Blätter noch tiefer eingeschnitten wie die später angelegten.

Die Zusammenstellung noch anderer, einfacher, parallelnerviger Dikotylenblätter mit ihnen verwandten Blättern von netzartiger Nervatur und geteilter, gefiederter oder gelappter Blattspreite — ich erinnere nur an die grasblätterigen Ranunculaceen — wird wohl am besten noch weiterhin deutlich machen, wie man sich das Monokotylenblatt mit ausgeprägter Lamina — auch das mit inversen Leitbündeln - aus dem Dikotylenblatt entstanden denken kann, ohne die Phyllodientheorie zu Hilfe zu nehmen.

Zum Schluß möchte ich noch auf die merkwürdigen „Anhängsel" hinweisen, die sich bald in stärkerer, bald in schwächerer Ausbildung an der Spitze der Pontederiaceenblätter finden. Sie als verkümmerte Blattspreite aufzufassen, dazu liegt, soviel ich sehen kann, kein Grund vor; sie erscheinen erst, nachdem die Lamina am jungen Blatt sich schon deutlich differenziert hat (s. Fig. 1, 2 u. 2a). Sie entsprechen wohl den Vorläuferspitzen anderer Monokotylen, z. B. der von Sagittaria montevidensis, die Gentner 1905 beschrieben hat. Es sind drüsenähnliche, ± langgestreckte Gewebskomplexe, die dicht mit oft — nach Schilling[1]) — myriophyllinhaltigen hyalinen Papillen besetzt sind. Ihre Funktion habe ich nicht untersucht, es sind wohl wasserausscheidende Organe (s. auch Deinega, Flora 1898, p. 449), denn es münden reichlich Tracheen hinein (s. Fig. 27).

Bei Het. reniformis, wo das Anhängsel auch an verhältnismäßig alten Blättern noch deutlich ist, waren mir die Niederblätter interessant, die die jungen Achselsprosse umschließen. Schilling beschreibt 1894, p. 331 die „intrapetiolären Stipeln" folgendermaßen: „Die letzteren sind als häutige Blattgebilde, welche den Stengel, mit dem sie am Grund etwas verwachsen sind, rings umfassen, ausgebildet. An ihrem Ende befindet sich eine gestielte Drüse, deren Zellen mit

1) 1894.

Myriophyllin gefüllt sind; zu beiden Seiten derselben ist der Blattrand der Stipel in je zwei Lappen zerteilt, welche als die schleimabsondernden Organe der Pflanze zu betrachten sind."

Die „gestielte Drüse" ist das Oberblatt, das von der Stipularscheide [1]) + Ligula zur Seite gedrängt worden ist. Hier, an den Niederblättern, ist die Drüse viel länger als an den Laubblättern und an den Seiten und auf dem Rücken dicht mit myriophyllinhaltigen großen Papillen besetzt. Die Oberseite ist frei davon. An der Spitze befindet sich noch ein nach vorn gebogenes kleines Anhängsel, das kleinere Papillen aufweist. Es scheint mir, daß dies Anhängsel dem ganzen Anhängsel des Laubblattes entspricht, und daß hier beim Niederblatt die Papillen sich auch auf der Blattspreite, die hier relativ sehr schmal geblieben ist, gebildet haben. Dafür spricht auch die Entwicklungsgeschichte. Das Oberblatt (s. Fig. 28 u. 29) ist als deutlich verbreiterte, mit einer Spitze versehene kleine Lamina ausgebildet und wird in seiner ganzen Länge von den Papillen besetzt mit Ausnahme des Stiels, der sich später einschiebt. Die Hochblätter zeigen auch das Anhängsel, das dem der Laubblätter entspricht und kein Spitzchen trägt.

Bei Pontederia crassipes sind am Niederblatt die Papillen, die hier sehr spärlich auftreten, auf die Spitze beschränkt, die in jungen Stadien deutlich verbreiterte Lamina ist frei davon.

Eine Verschiebung der Papillen nach unten tritt auch bei dem sehr merkwürdigen als Niederblatt ausgebildeten Vorblatt von Pontederia cordata ein. Das Anhängsel ist hier sehr lang. Das Vorblatt zeigt mächtige Ligulalappen, die sich fast an der Spitze des ganzen Blattes befinden. Das Oberblatt ist also wenig ausgebildet, aber bis zu dem langen Anhängsel dicht mit Papillen besetzt. Der Papillenüberzug geht aber noch weit an der Blattscheide hinunter. Die Papillen sind groß und prall mit wasserklarem Inhalt angefüllt.

Eine Querschnittsserie zeigt nun — wenn man von oben nach unten fortschreitet — zunächst nur den mit Papillen besetzten Teil des Vorblattes. Weiter unten erscheint dann die gewöhnliche zweikielige Struktur des Monokotylenvorblattes, und die Papillen verschwinden. Die offenbar geförderte Hälfte des Vorblattes ist in ihrem oberen Teil, der die Papillen trägt, auch dadurch ausgezeichnet, daß sie dort aus dichtgefügtem Gewebe besteht, während sie im unteren Teil die normale, interzellularreiche Scheidenstruktur aufweist. Sie unterscheidet sich dann durch nichts mehr von dem erst weiter unten auftretenden zweiten Kiel.

---

1) Über Stipularscheiden s. Glück 1901.

Zum Schluß möchte ich Herrn Geheimrat v. Goebel, auf dessen Anregung hin die Untersuchung gemacht wurde, meinen herzlichen Dank aussprechen für das freundliche Interesse, daß er der Arbeit stets entgegenbrachte.

Zusammenfassung.

1. Die von A. Arber zur Deutung bestimmter Monokotylenblätter als „Phyllodien“ angeführten anatomischen Verhältnisse sind nicht geeignet, diese schon von A. P. de Candolle aufgestellte Ansicht zu beweisen.

2. Wie die ungegliederten, parallelnervigen Monokotylenblätter sich von den meist reicher gegliederten Dikotylenblättern ableiten lassen, zeigen am deutlichsten die monokotylenähnlichen Blätter einer Anzahl amerikanischer Eryngium-Arten. Diese sind zweifelsohne zustande gekommen dadurch, daß das „Oberblatt“ sich stark streckte — bzw. der Mittelteil sich verbreiterte — und die Fiederung ganz unterdrückt wurde. Ähnlich verhalten sich andere Umbelliferen-Gattungen wie Crantzia und Ottoa. Auch in diesen Blättern finden sich „inverse Leitbündel“, auf deren Vorhandensein A. Arber ihre Deutung hauptsächlich stützte. Auch in anderen Fällen (Plantago- und Ranunculaceen-Arten), in denen inverse Leitbündel nicht vorkommen, ist durch den Vergleich eine Reduktion in der Gliederung des Blattes anzunehmen.

Literaturverzeichnis.

1) Arber, Agnes, „The Phyllode Theory of the Monocotyledonous Leaf, with Special Referenee to Anatomical Evidence“, Annals of Botany, Vol. XXXII, No. CXXVIII, Oktober, 1918.
2) Bitter, Georg, Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen, Flora 1897.
3) Deinega, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbundel, Flora 1898.
4) Gentner, G., Über die Vorläuferspitzen der Monokotyledonen Flora 1905, Ergänzungsband.
5) Glück, H., Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Heidelberg 1901.
6) Goebel, K., Organographie I, 2. Aufl. 1913.
„ Pflanzenbiologische Schilderungen II, 1893, p. 284 ff.
„ Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Berlin 1883, p. 201.
7) Möbius, M., Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen Eryngien, Pringsheims Jahrb., Bd. XIV u. XVII.
8) Schilling A. J., Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen, Flora 1894.
9) Schrödinger. Das Laubblatt der Ranunculaceen, Abhandlungen der K. K. Zool. Bot. Gesellschaft in Wien, Bd. VIII, Heft 2. Wien 1914.
10) Solereder, H., Systematische Anatomie. Stuttgart 1899.
„ Systematisch-anatomische Untersuchung des Blattes der Hydrocharitaceen, Beiheft zum Bot. Zentralblatt, Bd. XXX, Abt. I, 1913.

Erläuterung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Junges Blatt von Heteranthera reniformis, Umriß von der Seite.
Fig. 2. Umriß eines jungen Blattes von Het. reniformis von der abaxialen Seite. *a* Lamina, *b* Blattgrund, *st* Stiel. Anhängsel noch nicht angelegt.
Fig. 2a. Umriß eines etwas älteren Blattes von Het. reniformis. Das Anhängsel an der Spitze ist angelegt.
Fig. 3. Het. zosterifolia. Vegetationspunkt *v* mit jungen Blättern *1—4*.
Fig. 4. Ebenso (man sieht, daß eine Lamina bei *1* angelegt ist, die nachher durch Streckung bandförmig wird).
Fig. 5. Het. reniformis. Scheide mit den beiden inversen Leitbündeln *a* und *b*, die sich von den größeren Leitbündeln *β* und *t* abgezweigt haben.
Fig. 6. Het. reniformis. Blattstiel nahe der Scheide, *a* und *b* die beiden inversen Leitbündel, die mit je einem seitlichen zusammengelaufen sind.
Fig. 7. Het. reniformis. Blattstiel weiter oben, ganz radiär geworden. Mit *II* sind die fünf Hauptleitbündel bezeichnet.
Fig. 8a, b, c. Het. zosterifolia. Querschnitt durch ein Wasserblatt in verschiedener Höhe. *a* und *b* Die sich drehenden Leitbündel.
Fig. 9a. Querschnitt durch den Blattstiel von Pontederia crassipes.
Fig. 9b. Desgl. näher der Spreite.
Fig. 9c. Querschnitt durch den Mittelteil der Spreite.
Fig. 9d. Querschnitt durch den Mittelteil der Spreite weiter oben, *IIB* Hauptleitbündel (Oberseite nach unten gekehrt)
Fig. 10. Querschnitt durch die Lamina von Eryngium pandanifolium.
Fig. 11. Eryngium bromeliaefolium, Blattquerschnitt. Palisadenparenchym schraffiert.

Tafel II.

Fig. 12a. Querschnitt durch die Mittelpartie der Spreite von Eryngium serra. Schraffiert: Palisadenparenchym.
Fig. 12b. Querschnitt durch den seitlichen Teil der Spreite.
Fig. 13. Sagittaria mondevidensis Querschnitt durch die Mittelpartie der Lamina.
Fig 14. Taraxacum officinale. Querschnitt durch die Mittelrippe.
Fig. 15. Oenanthe fistulosa. Querschnitt durch die Scheide. *J* Interzellularraum. An den Ecken: Sklerenchym. Gestrichelt: Palisadenparenchym.
Fig. 16. Desgl. Scheide etwas weiter oben. *J* Interzellularraum.
Fig. 17. Desgl. Scheide, der Interzellularraum wird größer *g* Ölgang.
Fig. 18. Desgl. Scheide, noch weiter oben; die Oberseite wird kleiner.
Fig. 19a. Desgl. Querschnitt durch die Scheide nahe dem Stiel. Gestrichelt: Palisadenparenchym.
Fig. 19b. Desgl. Querschnitt durch die Scheide beim Übergang zum Stiel
Fig. 19c. Querschnitt durch den Stiel; die beiden Sklerenchymkomplexe *K—K* ganz zusammengerückt.
Fig. 19d. Querschnitt durch die Rhachis Zwischen den beiden Sklerenchymkomplexen entsteht als eine Einbuchtung wieder die Oberseite.

Fig. 19e. Querschnitt durch die Rhachis weiter oben; die Rinne zwischen K'—K', die der Oberseite entspricht, wird breiter.

Tafel III.

Fig. 20. Ottoa oenanthioides. Querschnitt durch ein Blatt. Schraffiert: Palisadenparenchym.
Fig. 21. Crantzia lineata. Querschnitt eines flächenförmig verbreiterten Blattes.
Fig. 22. Flächenförmig verbreitertes Blatt von Crantzia lineata. Nat. Größe.
Fig. 23. Junges, oben verbreitertes Blatt von Crantzia lineata, stark vergrößert.
Fig. 24a. Plantago Hamiltoni. Nat. Größe. Sämtliche hier abgebildeten Plantago-Blätter aus dem Münchener Herbar.
Fig. 24b. Plantago Serraria. Nat. Größe.
Fig. 24c. Plantago tomentosa. Nat. Größe.
Fig. 24d. Plantago Loefflingii. Nat. Größe.
Fig. 24e. Plantago coronopus. Herbarium Schreberianum. Nat. Größe.
Fig. 24f. Plantago coronopus L. Nat. Größe.
Fig. 24g. Plantago spec. Nat. Größe.
Fig. 24h. Plantago spec. Nat. Größe.
Fig. 24i. Plantago coronopus. Herb. Schreberianum. Nat. Größe.
Fig. 24k. Plantago spec. Nat. Größe.
Fig. 24l. Plantago Cupani. Nat. Größe.
Fig. 24m. Plantago ceratophyllum. Nat. Größe.
Fig. 24n. Plantago coronopus. Nat. Größe.
Fig. 24o. Plantago coronopus. Nat. Größe.
Fig. 24p. Plantago Loefflingii. Oberer Teil des Blattes. Nat. Größe.
Fig. 24q, r. Plantago coronopus. Teile des Blattes. Nat. Größe.
Fig. 25. Plantago palmata, Blatt. R. Endl. Plant. Afr. or. Kilimanjaro. Gürtelwald 2700 m $^1/_3$ Nat. Größe.
Fig. 26. Plantago major, Blatt. Santa Rosa, alt. 3000 pp. $^1/_2$ Nat. Größe.
Fig. 27. Heteranthera reniformis. Querschnitt durch ein Blattanhängsel; Tracheiden stärker ausgezogen; die großen Zellen sind Papillen.
Fig. 28. Junges Niederblatt, ein Laubblatt (schraffiert) umhüllend. *a* Anhängsel, *L* Ligularlappen.
Fig. 29. Älteres Niederblatt, ein Laubblatt (schraffiert) umhüllend; die Schleimzellen am Anhängsel *a* sind schon differenziert. *L* Ligulalappen.

Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung.

Von **Wilhelm Troll**, München

Mit Tafel IV—VI und einer Textfigur.

„In Nature's infinite book of secrecy
A little I can read".
Shakespeare, Antony and Cleopatra.

Einleitung.

Nachdem Goebel in seinem Buche „Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und ihre teleologische Deutung" die Entfaltungsbewegungen im allgemeinen dem kausalen Verständnis eröffnet und die großen Gesichtspunkte gewiesen hat, nach denen sie aufzufassen sind, sollen in vorliegender Arbeit die auf Wachstum beruhenden Bewegungen, die sich an den Staubblättern und Griffeln einer Reihe von Pflanzen zeigen, näher untersucht werden. Auch diese Bewegungen sind unter die Entfaltungsbewegungen zu rechnen, denn sie spielen sich hauptsächlich während des Heranreifens der genannten Organe ab, also während ihrer Entwicklung oder Entfaltung, und zwar namentlich in der letzten Phase derselben.

Es interessieren dabei vor allem zwei Fragen:

1. Sind die Bewegungen induziert oder autonom? Wie hängen sie mit dem Bau des Organes, an dem sie auftreten, zusammen?

2. Wie steht es um ihre teleologische Deutung? und damit im Zusammenhang: Kann man sie als Anpassungserscheinungen im darwinistischen Sinne auffassen?

Es ist also zunächst das Zustandekommen der Bewegungen zu untersuchen, d. h. der kausale Zusammenhang in ihrem Ablauf klar zu stellen, was bisher nur in ganz vereinzelten Fällen und unvollständig geschehen ist.

Eine sehr wichtige Rolle spielt dann das in Frage 2 formulierte Problem der Zweckmäßigkeit, das sich ja auf blütenbiologischem Gebiete bis heute einer rest- und kritiklosen Anerkennung erfreut. Erst Goebel

hat es hier in seinem eingangs zitierten Werke unter die kritische Lupe genommen. In engem Zusammenhang damit steht dann die Prüfung der darwinistischen Erklärungsversuche dieser Bewegungserscheinungen, deren Ergebnis bei dem Versagen des Darwinismus als erklärendes Prinzip auf ausgedehnten, beinahe allen Gebieten der Biologie von Interesse ist.

Bei der allgemeinen Kritiklosigkeit in teleologischen Ausdeutungen auf blütenbiologischen Gebieten, die man in der Literatur antrifft, ist eine strenge kritische Haltung sehr geboten. Mit dem gleichen Rechte, mit dem man bisher sich den Bewegungen von Staubblättern und Griffeln fast ausnahmslos in der Überzeugung näherte, sie müßten „Ziel und Zweck" haben – wobei man sogar den Tatsachen Gewalt antat —, mit demselben Recht kann man sich auf den entgegengesetzten Standpunkt stellen und nur dort teleologische „Bezüge" gelten lassen, wo solche sich experimentell nachweisen lassen oder doch wahrscheinlich gemacht werden können. Das aber ist der Standpunkt wahrer kritischer Naturforschung.

Den nun folgenden Einzeldarstellungen sei

Ruta graveolens L.

vorangestellt, schon deshalb, weil sie den besten Einblick in die Art und Weise gewährt, wie man sich bisher den hier in Rede stehenden Erscheinungen genähert hat.

Die Bewegungen der Staubblätter dieser Pflanze haben seit Linné die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen. Linné beschrieb sie 1735 in seiner Schrift „Disquisitio de sexu plantarum" (27). Nächst Linné beschäftigte sich Koelreuter mit Ruta. Ihm ist die Linnésche Beschreibung anscheinend nicht bekannt; denn auf p. 20 seiner vorläufigen Nachricht weist er ausdrücklich darauf hin, daß die „die Bewegung der Staubfäden betreffende Entdeckung" außer ihm noch niemand gemacht hat. Ganz auf ihm fußt Medicus in seiner Schrift „Von der Neigung der Pflanzen sich zu begatten", worin er sich auch für Ruta interessiert. Noch vor ihm unterzog Chr. K. Sprengel die Blüte genaueren Beobachtungen (38), die ihn zur Entdeckung der Dichogamie führten.

Auf diesen Beobachtern fußen alle Mitteilungen späterer Autoren, die samt und sonders nichts wesentlich Neues hinzufügten und über vage teleologische Vermutungen nicht hinauskamen. Erst durch Goebel (11) wurde in neuester Zeit eine kausale Betrachtung dieser Bewegungserscheinungen angebahnt

Bei der Entfaltung der Blüte bewegen sich die Staubblätter mit den Blumenblättern nach außen und krümmen sich dann in derselben Ebene zurück über die noch unentwickelte Narbe unter gleichzeitigem starkem Längenwachstum; hier öffnen sich die Antheren. Nach einiger Zeit krümmen sich die Filamente wieder nach außen, doch gelangen sie dabei nicht mehr bis zur Horizontalen, wie bei der ersten Bewegung. In dieser Sellung vertrocknen sie. Unterdessen hat sich der Griffel stark in die Länge gestreckt und es ist an ihm die Narbe gereift.

Daß die erste Bewegung der Staubblätter keine passive ist, wie man vermuten könnte, läßt sich leicht nachweisen. Entfernt man an älteren Blütenknospen oder sich öffnenden Blüten die Blumenblätter, in denen die Staubblätter stecken, so krümmen sich die Filamente dennoch nach außen, ja noch viel weiter als bei Anwesenheit der Blumenblätter, beinahe bis vertikal nach abwärts. Das Experiment wurde schon von Goebel ausgeführt (11, p 312). Es werden also die Filamente an der vollen Entfaltung ihrer zunächst durch epinastisches Wachstum veranlaßten Bewegung durch die Blumenblätter verhindert, ihre Abwärtsbewegung ist eine aktive, sie werden nicht von den kapuzenförmigen Blumenblättern, in denen sie geborgen sind, mit nach außen geführt. Und so ist es unrichtig oder führt doch wenigstens zu falschen Vorstellungen, wenn Kirchner (11, p 110) schreibt: „Beim Aufblühen spreizen sich ihre vier kapuzenförmigen Kronblätter in eine horizontale Lage auseinander und nehmen dabei die meist zu zwei in ihnen eingeklemmten Staubblätter mit sich“ (vom Verf. gesperrt!); ebenso Carlet (4): „Quand la fleur s'épanouit, chaque pétale emmêne avec lui les étamines, qu'il contient dans sa cavité . . .“ Schon Medicus äußerte sich so, doch fiel ihm auf, daß die Staubblätter so fest auf dem Blumenblatt aufliegen, „daß man glauben sollte, sie wären ein Teil dieses Blumenblattes, in dessen Höhle sie liegen“.

Auf die epinastische erste Krümmung folgt eine energische hyponastische Krümmung, die sich wie die erste nicht ganz auswirken kann und das Filament gegen den Fruchtknoten preßt. Entfernt man nämlich vorsichtig das Gynaeceum aus der Blüte, so laufen die Filamentbewegungen in genau derselben Weise ab wie in unverletzten Blüten, ja die Staubblätter krümmen sich sogar noch ein gutes Stück gegen die Wundfläsche, womit gezeigt ist, daß sie in normalen Blüten durch den Fruchtknoten an der vollständigen Ausführung ihrer Bewegungen verhindert werden.

Die hyponastische Krümmung wird durch eine epinastische abgelöst, die das Filament aber nicht mehr bis zur Horizontalen führt,

da inzwischen das Wachstum erlischt. Darauf vertrocknet das Staub blatt schnell.

Eine nochmalige aktive Aufwärtsbewegung, wie sie zuweilen angegeben wird (24, 32, 40) konnte Verf. nie beobachten; in den wenigen Fällen, wo er eine solche Aufwärtsbewegung antraf, war sie auf Welk- und Schrumpfungserscheinungen zurückzuführen, also passiver Natur; die zuletzt tätige Wachstumszone auf der Oberseite des Filamentes wird schneller und stärker schrumpfen als die Unterseite und so die Aufwärtskrümmung bedingen. Das läßt sich durch einige kleine Versuche erhärten.

Die in Rede stehende Aufwärtsbewegung tritt regelmäßig ein, wenn man den Fruchtknoten entfernt (energischer Wasserverlust!)

Sie tritt in so behandelten Blüten sehr schnell ein, wenn man auf die Wundfläche einen Tropfen Glyzerin gibt.

An Blüten, die in der angegebenen Weise behandelt und unter Wasser gebracht wurden, zeigte sich keine Aufwärtskrümmung an den Filamenten.

Bringt man auf ein entsprechendes Filament ein wenig Glyzerin auf dessen basale Oberseite, so erfolgt die Aufwärtskrümmung.

Endlich wird in vielen Fällen durch nicht zu spätes Einlegen in Wasser nach Beendigung der Aufwärtskrümmung diese rückgängig gemacht.

Daraus dürfte zur Genüge hervorgehen, daß es sich in der Tat um eine Welkerscheinung handelt.

Die Staubblätter richten sich also nicht „vor dem Verwelken“ (24, p. 110), sondern, wenn überhaupt, während des Verwelkens noch einmal in die Höhe. Es ist die Erörterung dieser Frage deshalb interessant, weil die Erscheinung teleologisch ausgewertet worden ist, insofern, als man sie zur Herbeiführung der Selbstbestäubung bei ausgebliebener Fremdbestäubung erfolgend betrachtet hat, so H. Müller (32) und Kirchner (24, p. 110), der schreibt: „Zwar richten sich bisweilen vor dem Verwelken alle Staubblätter noch einmal in die Höhe und, wenn dann die Antheren noch nicht abgefallen sind und noch Pollen führen, so kann wohl etwas davon auf die darunter stehende Narbe fallen, indessen ereignet sich das nur ausnahmsweise.“ Beobachtet hat Kirchner das, dem Wörtchen „wohl“ nachzuschließen, nicht. Es ist auch abgesehen von anderen Momenten deshalb nicht möglich, weil die Staubblätter nicht mehr bis über die Narbe übergebogen werden, wie Verf. selbst beobachtete und was auch aus einer weiter unten anzuführenden Bemerkung Urbans hervorgeht. Bei einer Blüte wie der von Ruta, die so ausgiebig von Insekten besucht wird, wird die Fremdbestäubung

höchstens während einer längeren Regenzeit ausbleiben (wie eine solche in der Heimat der Pflanze nicht in die Blütezeit fallen dürfte!). Nun ist der Pollen von Ruta gegen Nässe sehr empfindlich. In destilliertem Wasser oder Regenwasser auf dem Objektträger keimt er, wie wiederholte Versuche zeigten, schon nach ca. 12 Stunden. Oeffnen sich die Antheren also in einer Regenperiode, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß sämtlicher Pollen verdirbt, d. h. auf den Antheren auskeimt. In diesem Falle hilft die Aufkrümmung der Filamente auch nicht mehr.

Übrigens scheint infolge des durch die höhere Temperatur bewirkten schnelleren Vertrocknens der Filamente deren Aufrichten besonders häufig in der südlichen Heimat vorzukommen, wie es auch sehr regelmäßig eintrat, wenn Verf. die Blüten in Ofennähe brachte. Wenigstens geht das aus einer dem Verf. von Herrn Geheimrat Dr. Kirchner in dankenswerter Weise überlassenen Beobachtungsnotiz (Torbole am Gardasee, 1896) hervor.

Auch Urban kommt hinsichtlich der Selbstbestäubung zu einem negativen Urteil: „Beim Abfallen der Petala richten sich die Filamente wieder auf oder legen sich dem heranwachsenden Ovarium an; eine nachträgliche Sichselbstbestäubung kann aber nicht mehr erfolgen, da ihre Antheren entweder abgefallen oder gänzlich verstäubt sind, überhaupt auch gewöhnlich nicht bis genau über die Narbe gebogen werden.“ Letztere drei Tatsachen kann Verf. nur bestätigen.

Zu einem kuriosen Beweis gestaltet sich das Urbansche Zitat für Beyer (2), wenn sein Inhalt in allen Fällen zutreffend ist, nämlich zu einem Beweis dafür, „daß die Blüte infolge der Bewegungsweise ihrer Filamente und sonstiger Vorzüge so sicher Kreuzbefruchtung erleidet, daß sie im Begriffe steht, das letzte Auskunftsmittel zum Ersatz derselben bei ausbleibendem Insektenbesuche aufzugeben. Daß aber die letzte Bewegung dann wenigstens der Eigenbestäubung bei einer nicht sehr weit zurückgelegenen Generation gedient hat, scheint mir über jeden Zweifel erhaben“. Dem Verfasser scheint es dagegen auf Grund seiner Beobachtungen an der Pflanze über jeden Zweifel erhaben, daß dem nicht so ist, daß es sich hier vielmehr lediglich um eine papierene Konstruktion handelt und nicht um eine durch Beobachtung und Versuch erhärtete Tatsache.

Es entsteht nun die Frage nach der Wachstumsverteilung innerhalb des Filamentes während seiner periodischen Bewegungen. Zur Untersuchung dieser Frage wurde die Methode der Tuschemarken angewandt, indem an den Filamenten an deren Ober- und Unterseite eng aneinander feine Pünktchen mit Tusche aufgetragen wurden. Die

Stellen stärksten Wachstums waren dann durch diejenigen Stellen bezeichnet, an denen die Tuschemarken am weitesten auseinander gerückt waren. Und das war sowohl für die Aufwärts- wie für die Abwärtsbewegung jedesmal die Basis des Filamentes (unteres Drittel bis Viertel). Fast während der ganzen Dauer der Bewegung streckt sich außerdem das ganze Filament in die Länge, wie die Tuschemarken dartun, und wie folgende Messung an dem ersten episepalen Staubblatt einer Blüte zeigt:

Länge des Filamentes im Blumenblatt der geöffneten
Blüte . . . . . 5 mm,
nach Zurücklegen des halben Weges nach aufwärts 6,7 mm,
bei der Dehiszenz (über dem Fruchtknoten) . . . 7,5 mm,
bei Beginn der Rückwärtskrümmung . . . . . 7,9 mm,
nach eingetretenem Stillstand der Bewegung . . . 7,9 mm.

Als Ergänzung zu dem Tuschemarkenexperiment wurde noch ein Versuch angestellt. Es wurde die Basis von Staubfäden eben geöffneter Blüten eingegipst; so trat dann keinerlei Krümmung ein, ein Beweis dafür, daß das zur Krümmung führende epi- bezw. hyponastische Wachstum an der Filamentbasis lokalisiert ist.

Es soll hier anschliesend kurz untersucht werden, ob nicht auf experimentellem Wege Störungen in der Reihenfolge der Entfaltung der Staubblätter zu erzielen sind. Wie Goebel (11, p. 312 ff.) nachgewiesen hat, handelt es sich hier um kryptodorsiventrale Blüten. Die Dorsiventralität, an jungen Blüten auch aus der verschiedenen Stärke der Blumenblätter ersichtlich, äußert sich vor allem in der Entfaltungsfolge der Staubblätter, die nur selten Unregelmäßigkeiten aufweist.

Es wurde versucht, durch Extirpation einzelner Staubblätter eine Abänderung in der Reihenfolge der Entfaltung zu erzielen. Zu diesem Ende wurde gleich nach dem Öffnen an verschiedenen Blüten das erste, das zweite, das dritte und das vierte Kelch- bezw. Kronstaubblatt entfernt, auch gleichzeitig zwei. Es zeigte sich aber in keinem Falle irgendeine Störung der normalen Reihenfolge. Auch trat keine zeitliche Verkürzung im Gesamtablauf der Entfaltung der Blüte ein, vielmehr wurde das Intervall, das die Bewegung des extirpierten Staubblattes beansprucht hätte, ausgespart.

Auch die Extirpation des Gynaeceums konnte den Entfaltungsablauf nicht beeinflussen.

Von Wichtigkeit ist die Frage, ob die Staubblattbewegungen bei Ruta von äußeren Faktoren abhängig sind, wovon Licht und Schwerkraft in Betracht kommen, oder ob sie autonom verlaufen, d. h. einfache, von den genannten Faktoren nicht direkt abhängige Wachstumsbewegungen sind.

In der Literatur finden sich darüber nur spärlich unvollsändige Bemerkungen. Am bestimmtesten äußert sich Koelreuter. Dieser ausgezeichnete alte Forscher sagt, „daß das Licht auf diesen Umstand keinen sonderlichen Einfluß haben muß; denn ich habe durch Versuche gefunden, daß die Staubfäden, unter einerlei Grad der Wärme, ihr Amt in einem ganz dunklen Zimmer ebenso geschwind und ebenso sicher als unter freiem Himmel verrichtet haben". Vorher bemerkt er kurz: „Mitten im Sommer, wenn die Hitze groß ist, verrichten die Staubfäden ihr Amt in zween bis drey Tagen. Je kälter aber nach und nach die Witterung gegen den Herbst zu wird, desto langsamer geht es auch damit her. Sie gebrauchen alsdann oft mehr als 8 Tage Zeit dazu." Er hat also schon klar erkannt, daß die Bewegungen vom Licht nicht abhängig sind und daß die Temperatur von entscheidendem Einfluß auf die Dauer des Bewegungsablaufes ist.

Die nächsten Angaben finden sich über 100 Jahre später bei Carlet (4), sind aber außerordentlich unvollständig. Er schreibt: „ . . les mouvements s'effectuent plus rapidement au soleil qu'a la lumière diffuse; l'obscurité les anéantit presque completement." Danach scheint es, als wäre das Licht bestimmend für den Ablauf der Bewegungen. Ebenso äußert sich Macchiati (29); nach ihm braucht ein Staubblatt zur Beendigung seiner periodischen Bewegungen $4\frac{1}{2}$ Stunden, wovon $1\frac{1}{2}$ Stunden auf den Aufenthalt über der Narbe treffen. Dem fügt er folgendes bei: „Devo però aggiungere che i movimenti si compiono così celeri alla luce solare; mentre alla luce diffusa impiegano maggior tempo per compiere l'evoluzione staminale; si rendono poi pressochè nulli durante la notte."

Goebel (11) hält im Anschluß an Macchiatis Bemerkung den Vorgang für einen vom Lichte induzierten, betont aber die Notwendigkeit genauerer Untersuchungen, besonders auch eine Prüfung des Einflusses der Temperatur. Diese Untersuchungen scheinen schon von Hansgirg ausgeführt worden zu sein nach der Bemerkung auf p. 300 seiner phytodynamischen Untersuchungen (15) zu schließen. Verf. kam durch die folgenden Versuche zu demselben Ergebnis.

Daß die Schwerkraft die Bewegungen induziere, war von vornherein sehr unwahrscheinlich. Umkehrversuche mit negativem Ausfall bestätigten diese Vermutung.

Um den Einfluß des Lichtes festzustellen, wurde eine kräftige Infloreszenz in einem mit Ruta bepflanzten Beete verdunkelt. Der Bewegungsablauf in den verdunkelten Blüten zeigte kaum merkliche

zeitliche Differenzen gegenüber den in den nichtverdunkelten Vergleichsblüten.

Es wurden nun kräftige Infloreszenzen in Wasser gestellt, verdunkelt und im Warmhaus bei einer Temperatur von 28°—30° C beobachtet. Dieser Versuch zeigte, daß die Bewegungen vom Licht absolut unabhängig sind, denn sie liefen an den verdunkelten, warm gehaltenen Pflanzen schneller ab als unter normalen Verhältnissen an Pflanzen, die im Freien sich befanden. Während der Vorgang an dem ersteren ca. 20 Std. beanspruchte, verlief er an den letzteren in 45 Std., beanspruchte also mehr als die doppelte Zeit.

Es blieb nun zur Vervollständigung noch die Untersuchung des Einflusses der Temperatur übrig. Zu dem Ende wurden von zwei Infloreszenzen die eine in einer Temperatur von 17° C gehalten, die andere in einer solchen von 35° C, beide nicht verdunkelt, und die Zeitdauer der Bewegung des ersten epipetalen Staubblattes gemessen. Für die unter 17° befindliche Pflanze ergab sich eine Gesamtdauer der Bewegung von $14^1/_2$ Std., wovon $2^1/_2$ Std. auf die Aufwärtskrümmung, 6 Std. auf die Ruhe am Fruchtknoten und 6 Std. auf die Zurückkrümmung trafen. Die unter 35° C befindliche Pflanze bot folgende Zahlen: Gesamtdauer $4^1/_4$ Std., wovon $^3/_4$ Std. auf die Aufkrümmung, 2 Std. auf die Ruhe am Fruchtknoten und $1^1/_2$ Std. auf die Zurückkrümmung trafen.

Aus diesen Zahlen erhellt ohne weiteres die große Abhängigkeit des Bewegungstempos von der Temperatur. Das ist aber keineswegs verwunderlich. Handelt es sich ja um eine Wachstumsbewegung. Und da die Wachstumsprozesse allgemein bei günstigerer höherer Temperatur schneller ablaufen als bei niederer Temperatur, so ist das Ergebnis ohne weiteres klar.

Die Staubblattbewegungen von Ruta müssen also zu den autonomen Bewegungen gerechnet werden. Freilich ist die Grenze zwischen autonomen und induzierten Bewegungen keine scharfe. Denn schließlich hängt jeder Lebensvorgang von äußeren Faktoren ab, die hier stattfindenden Bewegungen als von der Wärme induziert auszusprechen, wäre eine recht plumpe Umschreibung der Tatsache, daß wie bei allen Pflanzen, so auch bei Ruta das Wachstum nur in einem bestimmten Temperaturintervall und darin wieder verschieden rege stattfindet.

Für den Antagonismus im Wachstum der Ober- und Unterseite der Filamentbasis und damit für das Zustandekommen der Krümmungsbewegungen läßt sich eine anatomische Ursache auf Filamentquerschnitten unschwer feststellen (Fig. 1). Gerade an der Basis nämlich ist das

Filament ausgesprochen dorsiventral gebaut, nach oben geht der dorsiventrale Bau allmählich in den radiären über. Dadurch wird verständlich gemacht, warum nur in der Basis des Filamentes eine Krümmung erfolgt, während sich doch das Längenwachstum über das ganze Filament erstreckt. Die Dorsiventralität bedingt eben eine verschieden hohe Intensität im Wachstum der Ober- und Unterseite und in ihr ist auch der Grund für die zeitlichen Differenzen im Auftreten des epi- bezw. hyponastischen Wachstums zu sehen. Kabsch (22) macht eine Mitteilung, nach der die Bewegungen der Rutafilamente wie durch ein Gelenk vermittelt wären. An der Stelle nämlich, wo das „Staubgefäß" dem Blütenboden eingefügt ist, soll das Zellgewebe in einem Halbkreis etwas dichter erscheinen und vom Zellgewebe des Fruchtbodens selbst durch zwei Reihen sehr zarter, durchsichtiger Parenchymzellen getrennt werden. Verf. muß gestehen, daß es ihm nicht gelungen ist, irgendeine besondere Struktur aufzufinden, die man als Gelenk ansprechen könnte, und eine solche müßte doch vorliegen, wenn man von einer Gelenkbewegung sprechen will.

Damit ist der kausale Zusammenhang in der Filamentbewegung klar gelegt. Im folgenden sollen nun ihre teleologischen Deutungen einer Kritik unterzogen werden. Schon Goebel hat das kurz getan (11). Hier soll seine Kritik lediglich vervollständigt werden. Koelreuter (26) und Medicus (30) fassen die Bewegung als Einrichtung zur Selbstbestäubung auf. Diese Auffassung reicht unglaublicherweise bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts herein. Noch 1863 schreibt Treviranus (39), die Näherung der Staubfäden und Narben gegeneinander spräche für Selbstbefruchtung. Es ist wohl zu beachten, daß er die erste (aktive) Aufwärtsbewegung der Staubblätter in der angegebenen Weise deutet.

Dieser Richtung tritt Sprengel (38) gegenüber, indem er in seiner naiv-teleologischen Naturauffassung dartut, es könne ja doch die Blume von ihrem Saft keinen Nutzen haben, wenn die Sache sich so verhielte. Die Bemerkung C. F. Boeckh's in seiner Übersetzung von Bonnets Usage de feuilles (3): „Langsam neigt sich der Staubfaden der Raute zu dem geliebten Weibchen hin, wenn er ausgerüstet zu dem Geschäfte der Liebe, wenn sie empfänglich für diese süße Freude ist . . . Darwin glaubt, ein eigenes Sinnesorgan leite diese vegetabilischen Verliebten, ein Organ, das unserem Geruchsorgan analog sein soll" (zitiert nach Goebel (11, p. 315), entlockt uns heute nunmehr ein mitleidiges Lächeln. Daß dieser naive Anthropomorphismus aber noch keineswegs überwunden ist, sondern nur in modernes Gewand

gehüllt noch fortlebt, zeigt eine Bemerkung R. H. Francés in seiner Studie über Parnassia palustris, wo er meint: „Die Antheren krümmen sich zur Zeit der Reife so auffällig über den Ort der Narbe, daß man sich immer wieder verlockt fühlt an chemotropische Reizung zu denken" (10, p. 25). Anstatt zu dem einfachen Experiment der Fruchtknotenexstirpation zu greifen, ergeht man sich in Phantasiegebilden!

Sprengel gibt, wiewohl er sonst darin gewiß nicht sparsam ist, für Ruta keine teleologische Deutung der Filamentbewegung. Diese wurde ihr erst in ausgedehntem Maße zuteil bei dem Wiederaufleben blütenbiologischer Forschung um die Mitte des vorigen Jahrhunderts.

Da meint zunächst Kabsch (22), es suchten alle diese verschiedenen Bewegungserscheinungen die Befruchtung zu vermitteln, welche sonst infolge des eigentümlichen Baues der Blüte erschwert, wo nicht unmöglich wäre.

Ähnlich äußert sich Hildebrand (17, p. 22) und nach ihm H. Müller (32), dessen Angaben Knuth (25) verwertet. Goebel (11) unterzieht beider Angaben einer kurzen, aber scharfen Kritik und kommt zu dem Ergebnis, daß man die jetzt herrschenden teleologischen Deutungen der Staubblattbewegungen nicht als gesichert betrachten könne. Die Vermutung, daß sie überhaupt jeden sicheren Haltes entbehren, lag nahe, als Verf. darin ging, dies experimentell zu beweisen.

Zu diesem Ende wurden in einem von Ruta bestandenen Beete des Münchener botanischen Gartens in den Blüten einer größeren Zahl von Infloreszenzen die einzelnen Staubblätter beim Öffnen der Knospen an der Basis eingegipst, so daß ihre Antheren sich nicht bewegen konnten und sich in der Außenstellung öffnen mußten; und zwar wurden — um Fälschungen zu vermeiden — alle schon in der Entfaltung ihrer Staubblätter begriffenen Blüten entfernt. Das ganze Beet war also nur von Pflanzen bestanden, deren Blüten in der beschriebenen Weise behandelt waren. Dieses Verfahren wurde bei anhaltend günstigem Wetter fast 3 Wochen hindurch fortgesetzt, bis 208 Blüten sich entfaltet hatten. Der Insektenbesuch war rege, die Blüten setzten auch — wie das sonst bei Ruta die Regel ist — sehr reichlich an, von den 208 Blüten erzeugten nur 7 keine Früchte, ein Verhältnis, das, wie die Kontrolle an anderen Beeten ergab, durchaus normal ist.

Damit dürfte nun auch erwiesen sein, daß die Stellungsänderungen der Staubblätter keine Anpassungserscheinung darstellen. Sie mögen für eine sichere Bestäubung geeignet sein, notwendig sind sie nicht. Daß sie „die relativ beste der verschiedenen Möglichkeiten darstellen", ist jedenfalls sehr unwahrscheinlich gemacht, wo nicht widerlegt.

Wenn nun schon die Bewegung, so wie sie sich vor unseren Augen abspielt, keinen eigentlichen Nutzen hat, so kann sie auch unmöglich durch Häufung kleiner Abweichungen entstanden und im „Kampf ums Dasein“ herangezüchtet worden sein.

Vielmehr fassen wir die Erscheinung mit Pfeffer (33) und Goebel (11) als periodische Bewegung eines Blattorganes auf. „Solche Bewegungen treten ja . . . bei der Entfaltung der Laubblätter — auch bei den der Infloreszenzen nicht selten auf. In Blüten sind sie weniger häufig . . .“ (Goebel). Sollten die Bewegungen, was nach obigem sehr unwahrscheinlich gemacht ist, wirklich einige Bedeutung haben, so könnte darin lediglich die Ausnützung eines anderweitig bedingten Vorganges zu erblicken sein. Es würde sich dann hier ähnlich verhalten wie bei der Frage nach dem Nutzen des sukzessiven Öffnens der Antheren bzw. der Beendigung der Staubblattentwicklung. Ursächlich beruht die ungleichzeitige Pollenentleerung letzten Endes auf der Dorsiventralität der Blüten, also auf Ernährungsverhältnissen. Die Erscheinung wird nachträglich insofern zum Vorteil für die Pflanze, als dadurch die Wahrscheinlichkeit der Bestäubung erhöht wird, wofür aber die Reihenfolge der Antherenreife ganz gleichgültig ist (Goebel, 11).

Ähnliche Bewegungserscheinungen wie in den Blüten von Ruta zeigen sich in denen von

Barosma.

Untersucht wurde Barosma foetidissima Bartl. et Wendl.. Wenn sich die kleine weiße Blüte öffnet, so sind die Filamente noch ganz kurz und deshalb die Antheren noch auf dem Blütengrund geborgen. Der Griffel ist nur als kurzer Fortsatz des Fruchtknotens entwickelt. Übrigens sind nur die episepalen Staubblätter fertil, die epipetalen sind staminodial ausgebildet und umschließen als enge Röhre den Griffel, der beim Öffnen der Blüte ganz in ihr geborgen ist (Fig. 2).

Zunächst erfolgt wie bei Ruta eine aktive Bewegung der Staubblätter nach außen, die bis in die Vertikale abwärts führt, so daß das Filament eine schwanenhalsartige Krümmung zeigt (Fig. 2). Es sind eben hier die Blumenblätter klein und schwach und lassen zwischen sich große Lücken, sie legen so nicht wie bei Ruta dem Filament ein Hindernis in den Weg, so daß dieses sich in seiner Bewegung voll auswirken kann (ähnlich wie diejenigen von Ruta bei Amputation der Blumenblätter). Außerdem krümmen sich nur die fertilen Staubblätter, die episetal, also in den Lücken zwischen den Blumenblättern stehen, nach außen. Die starke Überkrümmung der Filamente ist also durchaus nichts Eigenartiges.

Aus der erwähnten Stellung führt ein starkes hyponastisches Wachstum, das neben einem allgemeinen Streckungswachstum auftritt, die Staubblätter wieder nach oben. Dabei hat sich das Filament vollkommen gerade gestreckt; und nun öffnen sich die Antheren. Aus dieser Stellung endlich bewegen sich die Filamente durch abermalige Krümmung ihrer mittleren Partie wieder nach außen; diese Bewegung kommt aber bald zum Stillstand, nämlich wenn der obere Filamentabschnitt einen Winkel von ungefähr 150° mit dem unteren bildet (Fig. 2). Hier kommen die Antheren nicht über den Fruchtknoten zu stehen wie bei Ruta, sondern das Staubblatt bildet mit der Blütenachse einen spitzen Winkel.

Nach den Staubblättern entfaltet sich die Narbe, die Blüte ist also ausgesprochen proterandrisch. Vorher aber führt der Griffel merkwürdige Krümmungsbewegungen aus, die sein starkes Längenwachstum begleiten. Zunächst krümmt er sich durch die Staminodien, Staub- und Blumenblätter hindurch nach außen mit der Spitze nach unten; sodann wird diese Krümmung, die vielfach keine symmetrische, sondern korkzieherartige ist, wieder ausgeglichen, und wenn die Staubblätter sämtlich verstäubt sind, hat er sich völlig gerade gestreckt und ragt in der Blütenmitte frei über den Staminodienkranz vor (Fig. 2 u. 3).

Die Entfaltungsfolge der Staubblätter ist die gleiche wie bei Ruta und, soweit Verf. sehen konnte, auch sehr regelmäßig. Zunächst führt das abaxiale Staubblatt die beschriebenen Bewegungen aus, ihm folgt ein seitlicher Nachbar usw. genau wie bei Ruta. Die Blüten sind also offenbar auch dorsiventral.

Die Frage nach dem autonomen bzw. induzierten Charakter dieser eigenartigen Bewegungen wurde durch den Versuch, wie zu erwarten war, in ersterem Sinne beantwortet. Umkehrversuche zeigten, daß die Schwerkraft weder bei den Staubblattbewegungen noch bei denen des Griffels im Spiele ist trotz der starken Abwärtskrümmungen. Sodann wurden Blütenstände verdunkelt, was ebenfalls die Bewegungen nicht beeinflußte, diese liefen sogar wie bei Ruta im Warmhaus im Dunklen schneller ab, als bei gewöhnlicher Temperatur im Hellen. Es sind also auch hier ausgesprochen autonome Bewegungen, und zwar Wachstumsbewegungen, die deshalb natürlich in ihrem Tempo stark von der Temperatur der Umgebung beeinflußt sind.

Zum Unterschied von Ruta liegt hier die Zone stärksten Wachstums offenbar ungefähr in der Mitte des Filamentes. Diesem Umstande sind die eigenartigen Krümmungen zuzuschreiben. Zwar ist der basale Teil des Filamentes stärker dorsiventral gebaut als der

mittlere (Fig. 4), doch ist der Unterschied nicht sehr groß. Dagegen ist der Querschnitt des mittleren Filamentteiles voluminöser als der basale; es werden sich hier deshalb lebhaftere Wachstumsvorgänge abspielen als in jenem. Die Dorsiventralität wird dazu, wie wohl schwächer ausgeprägt als an der Basis, eine verschieden starke Wachstumsintensität von Ober- und Unterseite bedingen, andererseits auch wieder die Ursache für die zeitlichen Differenzen im Wachstum von Ober- und Unterseite in sich schließen und so die Krümmung hervorrufen. Diese erscheint somit als Folge des anatomischen Baues des mittleren Filamentabschnittes.

Während der Aufwärtsbewegung der Filamente spielt sich eine leichte, bis 90° führende Torsion sehr häufig ab, erkenntlich an der Stellung der Anthere (Fig. 2). Sie wird während der Aufkrümmung wieder rückgängig gemacht. Offenbar hat sich ihre Ursache in einem nicht vollständig symmetrischen Bau des Filamentes, der ein etwas ungleichmäßiges Wachstum bedingt, von dem aber auf Quer- und Längsschnitten sowie in der Flächenansicht im allgemeinen nichts zu erkennen ist.

Merkwürdiger sind die Griffelbewegungen. Es kommen symmetrische und fast noch zahlreicher asymmetrische Krümmungen vor. Eine bestimmte durch die Bütensymmetrie bedingte Ebene, in der diese Bewegungen ablaufen, ist nicht vorhanden, die Richtung ist vielmehr eine ganz willkürliche. Sie hängt einzig vom Bau des Griffels ab.

Dieser hat im allgemeinen einen rundlichen Querschnitt, der drei Sektoren erkennen läßt, was außer am Umriß auch an der Dreizahl der im Zentrum zusammengedrängten Leitbündel hervortritt. Diese drei Sektoren sind nun nie gleich stark ausgebildet. In Fig. 5, *I* ist der Querschnitt eines Griffels abgebildet, der eine symmetrische Krümmung ausführt. Wie man sieht, nimmt einer der drei Sektoren beinahe die ganze eine Hälfte des Querschnitttes ein, die beiden übrigen teilen sich gleichmäßig in die andere. Der Querschnitt ist also dorsiventral. Die Dorsiventralität tritt nun nicht bloß im Bau, sondern auch in der Wachstumsverteilung hervor, insofern, als der Plusteil des Griffels zunächst stärker wächst als der Minusteil. Dadurch wird natürlich ein mehr oder weniger starkes Überkrümmen in der Symmetrieebene bedingt. Später tritt auch an der Minusseite lebhaftes Wachstum auf, wodurch die Krümmung wieder ausgeglichen wird. Es wird die Plusseite wohl zunächst sämtliches plastisches Material auf sich konzentrieren eben als die geförderte Seite und so das Wachstum der Minusseite zum größten Teil unterdrücken. Wenn sie ihre Wachstumstätigkeit

beendet hat, hört die Hemmung der Minusseite auf und sie kann nun das Versäumte nachholen.

Der Querschnitt eines Griffels, der eine Torsion ausführte, ist in Fig. 5, *II* abgebildet. Hier sind alle drei Sektoren verschieden stark ausgebildet und eine Symmetrieebene ist nicht zu erkennen, es handelt sich also um ein ausgesprochen asymmetrisches Organ. Dazu kommt noch ein, wenn auch sehr steiler, so doch deutlich schiefer Verlauf der Epidermiszellen zur Längsachse (Fig. 6). Auch hier tritt, wie in dem dorsiventralgebauten Griffel, das Längenwachstum zunächst in den geförderten Teil hervor. Es führt im Gefolge des asymmetrischen Baues und des gedrehten Verlaufes der Epidermiszellreihen natürlich zu schraubenförmigen Krümmungen, zu Torsionen.

Symmetrische und asymmetrische Krümmungen sind also eine Folge des entsprechenden Griffelbaues, was besonders für die Torsionen zu betonen ist. Das ungleiche Verhalten der Griffelsektoren ist kein durch äußere Einflüsse induziertes und tritt namentlich in den zeitlichen Differenzen im Auftreten des Streckungswachstums in den einzelnen Sektoren zutage.

Was die teleologische Deutung dieser Staubblatt- und Griffelbewegungen betrifft, so ist darüber im allgemeinen das gleiche zu sagen wie bei Ruta. Für die Staubblattbewegung ist nach den Ergebnissen bei Ruta kein einschneidender Nutzen einzusehen und ebenso nicht für die Nutationsbewegung des Griffels, wie schon Goebel (11) zeigte. „Im Wege" würde er nicht sein, wenn er gerade emporwachsen würde, so wenig wie bei Ruta, wo er infolge seines radiären Baues gerade emporwächst. Und so gilt wohl, was Goebel davon sagt: „Es handelt sich also bei den Staubblättern wie beim Griffel um Nutationsbewegungen einer Rutacee, die zeigen, daß sie nicht des Nutzens wegen erworben, wenn auch nützlich sein können." Eine Deutung derselben im Sinne der Selektionstheorie ist darnach nicht möglich. Vielmehr handelt es sich um Bewegungen, die hier im Gefolge der Entfaltung der Blütenorgane auftreten lediglich auf Grund der beschriebenen Baueigentümlichkeiten; die in anderen ähnlichen Blüten wegen des Fehlens der letzteren nicht vorkommen bezw. anders verlaufen, wobei man nur an die Entfaltung des Rutagriffels denken möge.

Ein weiteres Beispiel einer Rutacee wurde in

Coleonema album Bartl et Wendl.

untersucht. Die kleinen weißen Blüten sind denen des eben behandelten Barosma sehr ähnlich gebaut; Kelch- und Blumenblätter schließen indes

hier zu einer Röhre zusammen. Es ist nur ein vertiler Staubblattkreis vorhanden; der epipetale ist staminodial entwickelt.

Dagegen zeigen sich in Staubblatt- und Griffelentfaltung Abweichungen von Barosma (Fig. 7).

Zunächst krümmt sich das Staubblatt, indem es zugleich stark in die Länge wächst, in weitem Bogen nach innen, so daß es meist die gegenüberliegenden Blütenorgane berührt. In dieser Stellung öffnet sich die Anthere. Sodann bewegt es sich unter abermaligem starkem Streckungswachstum zurück und streckt sich gerade. Entfernt man jedoch die Blütenhülle, so krümmt es sich in der mittleren Filamentzone, ähnlich dem Barosmastaubblatt, nach außen bis zu einem Winkel von ungefähr 135° mit seiner unteren Hälfte. Es wird also, wie das bei Ruta der Fall ist, durch die Blütenhülle gehindert, seine Bewegungen vollständig auszuführen. In diesem Stadium überragen die Antheren die Kronröhre um ein Weniges.

Beim Verstäuben der Antheren ist der Griffel noch ganz kurz und die Narbe noch nicht voll entwickelt. Während des Ablaufes der Filamentbewegungen streckt er sich und krümmt sich gleichzeitig, ohne daß sich eine bestimmte Richtung zur Blütensymmetrie festlegen ließe, in seinem terminalen Teil zur Seite bis schwach nach unten. Diese Krümmung wird rückgängig gemacht und wenn die Staubblätter ihre Bewegungen beendet haben, hat er sich gerade gestreckt und ist soweit in die Länge gewachsen, daß die Narbe mit dem Kronensaum abschneidet.

Es wurde untersucht, ob die Bewegungen autonome oder induzierte seien. Es geschah dies in der gleichen Weise wie früher und es sei deshalb unter Umgehung von unnötigen Wiederholungen gleich als Ergebnis mitgeteilt, daß es sich um spontane Bewegungen handelt, wie ja zu vermuten war. Dazu lassen sich auch hier entsprechende Baueigentümlichkeiten feststellen. Die Filamente sind ausgesprochen dorsiventral. Gleiches gilt vom Griffel, dessen Querschnitt (Fig. 8, *I*) deutlich eine geförderte und eine geminderte Hälfte zeigt. Besonders deutlich tritt dies an der Narbe zutage, die sich aus fünf Feldern zusammensetzt (Fig. 8, *II* u. *III*); drei davon entfallen auf die geförderte Griffelhälfte, während die übrigen zwei dem geminderten Teil angehören. Häufig ist das eine oder andere Feld der geminderten Seite oder auch der seitlichen Felder der Plusseite besonders schwach entwickelt, was auf asymmetrische Anisotrophie des Griffels hindeutet. Doch konnte Verf. nie eine ausgesprochene Drehung an ihm beobachten. Seine Krümmung erfolgt stets in der Symmetrieebene, wie sie die Dorsiventralität des

Organes bestimmt. Im übrigen genügt es auf das bei Barosma Gesagte hinzuweisen.

Die Entfaltungsfolge der Staubblätter ist sehr regelmäßig und die gleiche wie bei Ruta oder Barosma. Daß die Blüten dorsiventral sind, ist namentlich an jungen Blüten schon äußerlich deutlich zu erkennen. Die abaxiale Seite ist an ihnen nämlich stark gefördert. Später verliert sich (wie auch bei Ruta) die Ungleichheit. Besonders auffällig ist die Dorsiventralität nach Urban (40) bei Coleonema pulchrum Hook., wo, namentlich auch wieder in den Anfangsstadien der Anthere, eine deutlich zweilippige Konfiguration der Korolle zustande kommen soll.

Was die Auffassung der Bewegungen betrifft, so kann auf das bei Ruta und Barosma Gesagte verwiesen werden. Eine Ausnützung der Bewegungen scheint darin vorzuliegen, daß von den über die Narbe gekrümmten Antheren Pollen auf diese herabrieseln, nach der Narbenreife auskeimen und Selbstbefruchtung bewirken kann. Insektenbesuch konnte Verf. niemals feststellen (die Pflanze blüht im Winter!), doch fand sich beinahe in jeder daraufhin untersuchten Blüte Pollen auf der noch unreifen Narbe; die Blüten setzen außerdem verhältnismäßig reichlich an. Ob Selbstbefruchtung möglich wäre ohne die angedeutete Bewegung der Staubblätter, soll dahingestellt sein, wahrscheinlich ist es nicht.

Daß innerhalb ein und desselben Verwandtschaftskreises neben autonomen Bewegungen der Blütenorgane auch induzierte vorkommen, zeigt die Rutacee

Diktamnus alba L. (= D. Fraxinella Pers.)

Wie Dufour (9) gezeigt hat, ist auch die Dorsiventralität von Krone und Kelch der ursprünglich radiären Blüten eine induzierte. Auf dem Klinostaten blieben die Blüten vollständig radiär, ebenso unterblieben die Bewegungen von Staubblättern und Griffel. Es handelt sich also um geotropische Induktion. Verdunkelung war auf den Bewegungsablauf ohne Einfluß.

Eine Beschreibung des Entfaltungsvorganges gibt Urban (40). Darnach krümmen sich zunächst die adaxialen (oberen) Filamente in ihren terminalen Teilen aufwärts, dann die seitlichen und schließlich die abaxialen. Während dessen hat der Griffel eine schwache Abwärtskrümmung ausgeführt. Die Staubblätter strecken sich nun in gleicher Reihenfolge wieder mehr oder weniger gerade, der Griffel aber krümmt sich aus seiner Lage nach abwärts heraus nach oben, so daß die nunmehr gereifte Narbe an die Stelle kommt, wo vordem sich die

Antheren befanden. Die Bewegungen von Filamenten und Griffel sind von einem intensiven Streckungswachstum begleitet und erfolgen im unteren und oberen Abschnitt der betreffenden Organe.

Was die Entfaltungsfolge anlangt, so erwähnt Dufour nicht, ob diese sich auf dem Klinostaten erhalten hat oder nicht. Es ist anzunehmen, daß sie mit der Förderung der oberen Blütenhälfte im Zusammenhang steht, die außer in der Größe der ihr angehörigen Blumenblätter auch in den größeren Längendimensionen der oberen Filamente zum Ausdruck kommt; denn durch Umbinden der Blüte, also unter entgegengesetzten Gravitationsbedingungen lassen sich die Verhältnisse umkehren.

Die Blütenverhältnise sind hier die gleichen wie bei Aesculus Hippocastanum. Auch bei dieser Pflanze handelt es sich um geotropische Staubblatt- und Griffelbewegungen. Hier (d. h. bei den Zwitterblüten von Aesculus) wie dort liegt Dichogamie vor. Die teleologische Deutung der Bewegungen, wie sie Delpino (8) gegeben hat, ist einleuchtend, wenn auch nicht überzeugend. Daß es für eine sichere Bestäubung vorteilhaft ist, wenn die Antheren in eine „area d'impollinazione", eine „Bestäubungsfläche", zusammentreten, und wenn die Narbe z. Zt. ihrer Reife auch in diese zu liegen kommt, ist klar. Immerhin fragt es sich, ob nicht der gleiche Erfolg erzielt würde ohne die Bewegungen, also dadurch, daß Staubblätter und Griffel in der Umgebung der Achse gerade aus der Blüte hervorwüchsen; solange diese Möglichkeit besteht — und sie hat für den Verf. sehr viel Wahrscheinlichkeit — muß bezweifelt werden, daß die Blüteneinrichtung, wie sie vorliegt, die relativ beste ist, die denkbar wäre.

Der kausalen Betrachtung zeigt sich zunächst nur, daß bei Dictamnus die gesamte Blütensymmetrie unter dem Einfluß der Schwerkraft steht, Diese bedingt auch im Gefolge des allgemeinen Längenwachstums der Staubblätter und des Griffels deren Bewegungen. Während der Entwicklung ersterer Organe tritt nun eine „Umstimmung" derselben bezüglich des Verhaltens zur Schwerkraft auf, die es mit sich bringt, daß die anfangs negativ geotropischen, aufwärts gekrümmten Filamente sich positiv geotropisch verhalten, d. h. sich wieder zur Erde hinkrümmen, eine Bewegung, die nicht mehr vollendet wird, da inzwischen das Wachstum erlischt und die Staubblätter vertrocknen und abfallen. Beim Griffel zeigt sich wie so oft (z. B. Cobaea scandens, Monochaetum, Aesculus usw.) eine negativ geotropische Reizbarkeit des Gewebes im apikalen, eine positiv geotropische im basalen Teil. Da das Längenwachstum von unten nach oben fortschreitet, so trifft zunächst eine Abwärtskrümmung ein; erst wenn dasselbe sich über den oberen Griffel-

abschnitt erstreckt, erfolgt dessen Aufkrümmung. Ganz analog liegen die Verhältnisse bei Aesculus Hippocastanum.

Die Bewegungserscheinungen von Staubblättern und Griffeln gehen also zurück auf Plasmaeigenschaft, auf die Empfindlichkeit des Plasmas für Schwerkraftreize. Es handelt sich hier also um eine in der Eigenart des Protoplasmas der betreffenden Organe begründete Erscheinung, eine Eigenart, die als solche mit der Organisation gegeben ist. Es können die besprochenen Bewegungen deshalb unmöglich das Produkt einer Zuchtwahl, aus kleinen vorteilhaften Variationen gehäufte nützliche Vorgänge sein; denn entweder antworten die Organe auf die Schwerkraftreize oder sie tun es nicht. Außerdem müßte erwiesen sein, daß kleine Stellungsänderungen wirklich einen Vorteil gegenüber Blüten boten, deren Staubblätter und Griffel sie nicht besaßen. Das ist zu verneinen, da schon bei den Bewegungen, wie sie sich heute abspielen, ein entschiedener Vorteil für die Pflanze nicht nachgewiesen werden kann. Sollte dies aber doch in einem gewissen Grade der Fall sein, so ist das lediglich im Sinne einer „Ausnützung" möglich; man kann also nicht von einer direkten, sondern höchstens von einer sekundären oder indirekten Anpassung sprechen.

Im Gefolge der Rutaceen, speziell von Ruta, soll wegen der Ähnlichkeit der vorliegenden Verhältnisse noch kurz

Parnassia palustris L.

besprochen werden im Anschluß an auf Versuche gegründete Ausführungen von R. H. Francé (10). Nachprüfung ist notwendig.

Die Bewegungen der Staubblätter dieser Pflanze scheinen demnach vom Lichte induziert, also photonastischen Charakters zu sein. Ins absolute Dunkel gebrachte Blüten zeigten keinerlei Filamentbewegungen (mit Ausnahme einer ganz minimalen an einem einzigen Staubblatt, die als Nachwirkung aufzufassen ist). Diese wurden nach dreitägiger Sistierung aber fortgesetzt, sobald die Blüten wieder dem Tageslicht ausgesetzt wurden.

Versuche, den Ablauf der Bewegungen zu beeinflussen durch Amputation von Teilen der Blütenhülle hatten negatives Resultat, ebenso im allgemeinen Exstierpationen des Gynaeceums; wenn letzterer Eingriff manchmal zu Sistierung der Bewegungen führte, so dürfte das auf die physiologischen Folgen dieser schweren Verletzung zurückgehen. Entgegen einer Beobachtung Goebels (11) hatten Antheren-Amputationen keine lähmende Wirkung, sondern führten höchstens zu kleineren Koordinationsstörungen, wie z. B. zur gleichzeitigen Aufrichtung zweier

Staubblätter. Dagegen gibt Francé an, eine Sistierung erreicht zu haben durch künstliche Befruchtung einer frühreifen Blüte; solche homogame Blüten und Übergänge dazu finden sich ab und zu, wenn auch nicht häufig. Dieses Ergebnis ist leicht erklärlich. Nach der Befruchtung fließt der gesamte Baustoffstrom den Samenanlagen zu, so auch die zum Wachstum der Filamente erforderlichen Baustoffe. Mit dem Stillstand des Wachstums der Filamente tritt natürlich auch der der Bewegungen ein. Gleiches soll an Pflanzen, deren einziges Stengelblatt entfernt wird, auftreten.

Daß Hunger die Dichogamie aufheben kann, scheint aus einer Beobachtung Knuths (25) hervorzugehen, derzufolge an einer vor Sonne geschützten Stelle des Arbeitszimmers in Wasser gestellte Blütenknospen sich zu rein homogamen Blumen entwickelten. Es ist diese Beobachtung interessant im Hinblick auf die Auffassung der Dichogamie als einer von Ernährungsverhältnissen abhängigen Erscheinung, die dann einer Ausnützung unterliegen kann.

Francés Abhandlung trägt den Titel „Die gamotropen Bewegungen von Parnassia palustris L.“ Er hat damit einen Ausdruck wieder ausgegraben, den Hansgirg in seinen physiologischen und phytophysiologischen Untersuchungen 1893 geschaffen hat und den er auf Fälle wie Ruta und Parnassia als einzig zutreffend anerkannt wissen will. Durch Hansgirgs Namenschöpfung ist natürlich „keine physiologische Einsicht gewonnen“ (33, p. 356), wenn auch Francé meint, es sei dies der einzige Versuch gewesen, „um zu irgendeiner physiologischen Analyse der besagten Bewegungen zu kommen“ — ein einfaches Verfahren, auf das Mephistos zynische Aufforderung paßt: „Im ganzen haltet euch an Worte!“ — Es kommt hierin wieder einmal die Tendenz der alten Naturphilosophen zum Ausdruck, welche die Naturvorgänge aus vorgefaßten Ansichten heraus verstehen zu können glaubten, „eine der merkwürdigsten Äußerungen menschlichen Größenwahnes“, wie Goebel (12 p. 5) so außerordentlich treffend sich ausdrückt.

Der Autor meint dann weiter, dieser Weg sei nur konsequent gewesen im Sinne der herrschenden Terminologie, die Geotropismen usw. unterscheidet. Dies ist aber nicht richtig im Sinne des Urhebers der Bezeichnung, der, „je nach den Organen und den Zwecken der Bewegungen eine Reihe von Namen schafft, wie gamotropische, karpotropische usw.“ (16, p. 9, 66). Während die Begriffe Geotropismus, Heliotropismus wirklich „eine physiologische Einsicht“ enthalten, was hier nicht auseinandergesetzt zu werden braucht, will der diskutierte Begriff eine teleologische Einsicht erschließen, noch dazu eine Einsicht,

deren Nichtigkeit aus dem bei Ruta Gesagten zur Genüge hervorgehen dürfte. Übrigens hat ja die Entwicklung der Physiologie über das Fortbestehen dieser Bezeichnung längst entschieden; daran hat auch Francés nicht sehr tiefgründige Polemik nichts mehr geändert.

Merkwürdige Stellungsänderungen der Staubblätter zeigen die Melastomaceen, von denen als typischer Vertreter

Monochaetum hirtum Triana

betrachtet werden soll.

Der in der Knospe wie der der ganzen Blüte radiäre Bau des Androeceums (Fig, 9, *IV*) dieser Pflanze wird beim Aufblühen dorsiventral. Es krümmen sich sämtliche Filamente nach oben und ziehen hierdurch die Antheren, die in der Knospenlage in dem vom Blütenboden gebildeten Becher liegen, aus diesem heraus. Dabei krümmt sich das oberste Staubblatt (wenn seine Symmetrieebene gerade in die Vertikale fällt) symmetrisch nach oben, alle anderen dagegen vollführen an ihrem Grunde eine Torsion, die bei den untersten am stärksten ist. Der Griffel ist an seinem Grunde sehr schwach nach unten gekrümmt, in seinem terminalen Teil dagegen stark aufwärts, so daß seine unbedeutende Narbenfläche in die Horizontale zu liegen kommt.

Merkwürdig ist der Dimorphismus der Staubblätter. Von ihnen sind die vier episepalen steril; vielleicht haben ihre verkümmerten Antheren, die im Gegensatz zu denen der vertilen Staubblätter das Filament fortsetzen, in Gemeinschaft mit ihren gelben „Konnektivanhängseln“ eine Bedeutung als Verstärkung des Schauapparates, wie das H. Müller bei Heeria, wo ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, annimmt (31). Stärker entwickelt sind die fertilen Staubblätter. Auch sie besitzen „Konnektivanhängsel“, nur übertreffen sie wie die Antheren an Größe bedeutend diejenigen der sterilen Staubblätter. Die Antheren bilden mit dem Filament einen spitzen Winkel, sind lebhaft rot gefärbt und in eine Spitze ausgezogen, an der etwas seitlich oben sie sich mit einem Porus öffnen.

Wie aus Fig. 9, *III* hervorgeht, ordnen sich die Staubblätter beim Öffnen der Blüte so an, daß die Spitzen ihrer fertilen Antheren unterhalb der Narbe in eine Reihe zu liegen kommen, während die „Anhängsel“ und sterilen Antheren im oberen Teil der Blüte sich baldachinartig darüberwölben.

Die jungen Knospen sind durch Krümmungen des sie tragenden Internodiums stets vertikal gestellt, die geotropischer Natur sind, wie Umbinde- und Klinostatenversuche zeigten. Während seines Wachs-

tums geht die geotropische Empfindlichkeit des Internodiums verloren, es streckt sich gerade und stellt sich in die ihm von der Sproßsymmetrie vorgeschriebene Lage. Damit würde auch die Blütenknospe anders orientiert werden, wenn nicht der Blütenstiel durch ebenfalls geotropische Krümmungsbewegungen die Knospe wieder in die vertikale Stellung führte. Nun aber tritt eine „Umstimmung" desselben ein, er wird transversalgeotropisch und bringt durch eine entsprechende Krümmung, deren Ebene von seinem bilateralen Bau ganz unabhängig ist, die Knospe in annähernd horizontale Lage (*Fig. 9, I u. II*). Von Licht und Anwesenheit der Samenanlagen ist diese Bewegung unabhängig, wie entsprechende Versuche (Extirpation der Samenanlagen) zeigten. Bindet man eine vertikal orientierte Knospe um, so erfolgt eine Aufwärtsbewegung des Blütenstieles, bis die horizontate Stellung erreicht ist, in der sich die Blüte öffnet und Staubblätter und Griffel die erwähnten Bewegungen ausführt.

Diese sind ebenfalls rein geotropisch und vom Licht nicht beeinflußt. An umgebundenen Blüten erfolgen sie in entgegengesetzter Richtung, bei Drehen der Blüte auf der horizontalen Achse des Klinostaten unterbleiben sie ganz. Letzterer Versuch liefert vollständig radiäre Blüten, in denen Staubblätter und Griffel die Knospenstellung beibehalten haben (unter entsprechender Vergrößerung); namentlich bleiben die Spitzen der Antheren und damit ihre Öffnungsstelle im Blütenboden stecken. Der Griffel ist an seinem Grund schwach positiv geotropisch, d. h. es werden sich dort an ihm bei der Entfaltung der Blüte nur mehr sehr schwache Wachstumsprozesse abspielen. In seinem terminalen Teil dagegen ist er negativ geotropisch. Die verschiedene Reizbarkeit bezüglich der Schwerkraft an Basis und Spitze findet sich bei vielen Griffeln, sehr deutlich auch bei Cobaee scandens. Das sonst sehr ähnliche Monochaetam ensiforme weicht in seinen Griffelbewegungen von Monochaetum hirtum ab; hier krümmt sich der Griffel zunächst nach abwärts etwa bis zu einem Winkel von 45° mit der Vertikalen, erfährt dann aber eine Umstimmung zu transversalem Geotropismus, was seine Aufwärtsbewegung in die Horizontale zur Folge hat; dies wird durch Umkehrversuche dargetan. Eine kurze Strecke an der Spitze ist auch negativ geotropisch, so daß die Narbenfläche annähernd in die Horizontale rückt (Fig. 10).

In Beziehung zur geotropischen Reizbarkeit scheint es zu stehen, daß das Rindenparenchym von Filamenten und Griffeln reichlich freibewegliche große Stärkekörner (Statolithenstärke) enthält. Besonders

groß ist ihre Zahl im basalen Teil der Filamente, wo ja auch deren Krümmung erfolgt.

Was nun den weiteren Kausalzusammenhang betrifft, so ist die symmetrische Aufkrümmung des oberen Filamentes, dessen Symmetrieebene in die Vertikale fällt, ohne weiteres verständlich; durch die Schwerkraft wird die Oberseite der Basis des stark dorsiventralen Filamentes (Fig. 10, *I*) zu lebhaftem Wachstum angeregt, während das für die Unterseite nicht der Fall ist. Diese bleibt also gegen die Oberseite zurück, was die Emporkrümmung zur Folge hat.

Schwieriger ist die Erklärung des Zustandekommens der basalen Torsion; handelt es sich ja um ausgesprochen dorsiventrale Organe (Fig. 11). Asymmetrische Strukturen, die sonst Torsionen gewöhnlich zugrunde liegen, sind nicht vorhanden. Hier ist es das schiefe Angreifen der Schwerkraft, das den Anlaß gibt. Wie bei den symmetrisch zu ihr orientierten oberen Filamenten, so wächst auch hier der der Erde zugekehrte Teil des Filamentes stärker und das ist der eine Rand bzw. die ihn bildenden äußeren Partien von Ober- und Unterseite des Filamentes. Dabei ist die Oberseite im Wachstum gefördert wie auch an den oberen Filamenten. Es verlängert sich also der eine Rand beträchtlich gegenüber dem anderen. Während nun die Förderung der gesamten unteren Symmetriehälfte das Filament aufwärts krümmt, bewirkt die relative einseitige Förderung der Oberseite die Drehung nach außen. Die ganze Bewegung hat demnach zwei Komponenten.

Die beschriebenen Wachstumsvorgänge lassen sich an den Verzerrungen einer aufgetragenen Tuschemarkenskala schön verfolgen; doch gelingt der Versuch nicht so leicht, da man die Marken schon im späten Knospenstadium auftragen, also bei ihrem Anbringen Kelch- und Blumenblätter und einen Teil der Staubbtätter entfernen muß.

Der hier vorliegende Torsionsvorgang ist im allgemeinen der gleiche wie der, den Goebel (12, p. 277) für die Resupination des inversdorsiventralen Blattes einer Bomareakeimpflanze angibt: „Es gelangt durch stärkeres Wachstum der Unterseite nahe dem einen Blattrand die Unterseite nach oben; die Drehung wird durch eine einseitige Hyponastie bedingt“ (gesperrt vom Verf.). Nur liegt hier ein autonomer Vorgang vor, die einseitige Hyponastie geht auf sublime asymmetrische Strukturen, vielleicht nur auf physiologische Asymmetrie zurück, während es sich bei Monochaetum um einen geoinduzierten Wachstumsvorgang handelt.

In seltenen Fällen, nämlich dann, wenn die Symmetrieebene eines der unteren Filamente genau mit der Schwerkraftsrichtung zusammen-

fällt, unterbleibt die Torsion und das Filament krümmt sich symmetrisch aufwärts. Es kommt hier eben zu einem symmetrischen Wachstum, weil die Schwerkraft in der Symmetrieebene angreift. Verf. konnte solche Fälle wiederholt bei Monochaetum ensiforme antreffen und Vöchting erwähnt einen analogen Fall von Epilobium angustifolium. Daraus geht deutlich hervor, daß hier die Torsion auf einem durch schiefes Angreifen der Schwerkraft bedingten einseitigen Wachstum eines stark dorsiventralen Organes beruht und nicht auf asymmetrischen Bau (Fig. 12).

Kausal sind damit diese Bewegungen erklärt und es fragt sich nun, ob sie seiner teleologischen Deutung zugänglich sind.

Dazu ist zunächst zu bemerken, daß durch die Filamentkrümmungen die Antheren, die sich an der Spitze öffnen, aus dem Blütenbodenbecher herausgezogen werden. An Blüten, deren Staubblätter an der Ausführung der Bewegungen verhindert werden, bleiben die Antherenspitzen in der erwähnten Hülle stecken und können deshalb ihren Pollen nicht nach außen entleeren [1]).

Das würde nun in der Natur regelmäßig der Fall sein, wenn an den Blütenstielen keine geotropische Umstimmung stattfände, wenn sie also aufrecht blieben. Dadurch aber, daß sie transversal-geotropisch umgestimmt werden, kommen die Blüten erst in eine Lage, die es den Staubblättern ermöglicht, ihre negativ-geotropische Reizbarkeit auszuwirken.

So hängt also hier das geotropische Verhalten der Blütenstiele und das der Filamente eng miteinander zusammen. Die Filamentbewegungen aber sind für die Pollenentleerung und damit für die Befruchtung der Pflanze notwendige Vorgänge. Und da sie auf die horizontale Einstellung des Blütenstieles begründet sind, so muß auch dessen Krümmung als notwendig für die geschlechtliche Fortpflanzung der Art bezeichnet werden.

Wird so durch die Filamentkrümmungen überhaupt erst die Pollenentleerung ermöglicht, so läßt sich andererseits fragen, ob die ganze durch die Bewegung erreichte Stellung der Organe von Bedeutung für die Bestäubung ist. Diese Frage muß entschieden bejaht werden. Denn durch die Stellungsänderung werden die Antheren nicht nur in einer „area d'impollinazione" vor dem Blüteneingang angeordnet, also aufeinander konzentriert, sondern auch dem besuchenden Insekt — Apiden sind nach Knuth (25, III), der sich auf die Beobachtungen

1) Dies tritt z. B. an den Blüten von Zweigen ein, die als Stecklinge behandelt werden. Der Blütenstiel wächst hier wohl wegen Baustoffmangel (Wurzelbildung!) nicht mehr und kann sich deshalb nicht in die Horizontale krümmen.

von Ducke in Brasilien stützt, die häufigsten Blütenbesucher — in einer Weise dargeboten, die es ermöglicht, daß der Pollen leicht aus den „Blasebalgantheren" herausgearbeitet und der Unterseite der Insekten angeheftet wird. Bei der Griffelkrümmung dürfte es schwer sein, einen überzeugenden Vorteil anzugeben. Es wird durch sie die Narbenfläche in horizontale Lage gebracht, also dem Blütenbesucher direkt dargeboten, ferner die Narbe in die „area d'impollinazione" eingeordnet. Mag damit ein Vorteil verbunden sein, so muß es doch als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß es auch ohne die Griffelkrümmung ginge, ähnlich wie das bei Epilobium angustifolium oder Lopezia der Fall ist.

Wenn die Krümmungen vorteilhaft sein sollen, so müssen sie jedenfalls vollständig sein. Sie durch Summation kleiner Stellungsänderungen, also darwinistisch, entstanden zu denken, ist nicht möglich, schon deshalb nicht, weil die kleinen Änderungen nicht nützlich sein können, was doch die Theorie unbedingt voraussetzen müßte. Auch verbietet der geotropische Charakter der Bewegungen solche Gedankengänge, wie bei Dictamnus gezeigt wurde, ebenso der enge Zusammenhang mit den Blütenstielkrümmungen; denn daß beide Vorgänge nebeneinander aus kleinen vorteilhaften Stellungsänderungen hergezüchtet wurden, kann man doch nicht ernstlich vertreten. Mit der darwinistischen Deutung ist also nichts anzufangen.

Wohl aber ist es möglich, daß Arten, deren Filamente bzw. Blütenstiele nicht reizbar waren, die deshalb ihres Pollens sich nicht entledigen konnten, im Laufe der Zeit ausgestorben sind und daß nur diejenigen übrig geblieben sind, die die beschriebenen Eigenschaften besaßen.

Das Zustandekommen der Blütenverhältnisse haben wir dann dem ja gerade auch bei den Melastomaceen so reichen „Gestaltungstriebe" der Pflanze zuzuschreiben, wenn wir uns mit Goebel (12, p. 5) vorstellen, daß die Natur sozusagen „künstlerisch" verfährt, d. h. frei und ungebunden, jedenfalls „ohne Rücksicht auf den Nutzen" Gestaltungen hervorbringt, teils nützliche, teils gleichgültige, teils unvorteilhafte. „Bezüge" nun „gibts überall". „Wenn diese Bezüge unvorteilhaft sind, wird ein Gestaltungsverhältnis sich nicht dauernd erhalten können." Sind sie vorteilhaft, so kann es sich erhalten und erscheint dem reflektierenden Beobachter als „Anpassung", die in diesem Sinne aber nur eine sekundäre oder indirekte sein kann, die „Ausnützung" eines aus anderen Ursachen entstandenen Gestaltungsverhälnisses.

An die Melastomaceen seien die nahestehenden Onagraceen angeschlossen, die in

Epilobium angustifolium L.

einen typischen Vertreter besitzen.

Zuerst beschrieb Koelreuter in seiner vorläufigen Nachricht(26) die Blüteneinrichtung dieser Pflanze; er erkannte an ihr die Notwendigkeit der Insektenhilfe bei der Bestäubung. Doch erschloß sich ihm nicht das volle Verständnis für die Dichogamie. Erst Sprengel (38) erkannte deren Wesen und Zusammenhang mit der Fremdbestäubung.

Die Blüte ist so oft beschrieben worden, daß ihr Bau und die Bewegungen ihrer Staubblätter und ihres Griffels als bekannt vorausgesetzt werden dürfen.

Die Frage, ob es sich um autonome oder induzierte Bewegungen handele, wurde von Vöchting (41) aufgeworfen und in letzterem Sinne beantwortet. Zunächst sind die Bewegungen des Griffels geotropisch, sowohl seine Abwärtskrümmung als auch seine nachherige Geradestreckung, wie Umkehrversuche zeigten; auf dem Klinostaten unterbleiben die Bewegungen des Griffels. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den Bewegungen der Staubblätter, deren seitliche und obere eine Torsion ausführen ähnlich wie die von Monochaetum, wodurch die Antherenbreitseite der Symmetrieebene der induziert dorsiventralen Blüte zugekehrt wird. Auf dem Klinostaten krümmen sich die Staubblätter sämtlich symmetrisch nach außen. Wenn also kein einseitiger Schwerkraftseinfluß vorhanden ist, so beruhen die Staubblattbewegungen auf einfacher Epinastie. Bei normaler Stellung im Freien genügt die letztere allein, die erste Abwärtsbewegung der unteren Staubblätter herbeizuführen.

Verf. prüfte diese Vöchtingschen Angaben nach und konnte sie bestätigen. Die Frage nach dem physiologischen Charakter der nach seiner Abwärtskrümmung erfolgenden Geradestreckung des Griffels ließ Vöchting offen. Umkehrversuche zeigten, daß die Bewegung rein geotropisch ist, wie schon vorausgeschickt wurde.

Was die zugleich mit einer Auswärtskrümmung verbundene Torsion der seitlichen und insbesondere oberen Staubblätter anlangt, so führt sie Verf. wie bei Monochaetum zurück auf das schräge Angreifen der Schwerkraft an den dorsiventralen Filamenten. Nur verbindet sich hier mit dem geoinduzierten Wachstum die Epinastie. Diese sucht das Filament in der Symmetrieebene nach außen zu krümmen. Das schräge Angreifen der Schwerkraft aber fördert den oberen Rand des positiv-geotropischen Filamentes, und zwar vorzüglich dessen Oberseite, würde also zu einer mit Torsion verbundenen Krümmung nach unten führen.

Beide Momente aber wirken zusammen und bedingen so die tordierende Bewegung nach schräg-abwärts.

Vöchting (41) glaubt, daß verschiedene Verhalten der einzelnen Staubblätter durch die Annahme erklären zu müssen, „daß zwischen den Gliedern des Androeceums und dem tragenden Organ innere Wechselbeziehungen bestehen und daß für das Verhalten des einzelnen Staubblattes nicht nur seine Lage und Neigung zum Erdradius, sondern auch seine Stellung im System entscheidend sei". Er bezeichnet diese Wechselbeziehungen mit dem Namen Korrelation, gibt aber selbst zu bedenken, „daß dieses Wort lediglich ein Ausdruck für unsere Unkenntnis ist". Die Annahme solcher Wechselbeziehungen, eine so große Rolle sie z. B. in der Morphologie spielen, ist hier absolut unnötig, wäre es selbst dann, wenn man sich etwas darunter vorstellen könnte. Sie wird dadurch direkt unmöglich gemacht, daß man die einzelnen Staubblätter durch verschiedene Orientierung der Blüte zur Vertikalen ohne Unterschied zu symmetrischer oder asymmetrischer Bewegung veranlassen kann. Das wäre nicht möglich, wenn zwischen ihnen und dem tragenden Organ feste Beziehungen bestünden. Vielmehr genügt der dorsiventrale Bau der positiv-geotropischen Filamente und und ihre schräge Orientierung zur Schwerkraft in Verbindung mit dem epinastischen Wachstum zum Verständnis der Bewegungen.

Ihre teleologische Deutung dürfte zum Teil auf Schwierigkeiten stoßen. Wohl wird die auf der mit Torsion verbundenen Abwärtskrümmung der Staubblätter beruhende Näherung der Antheren und die auf den gleichen Ursachen beruhende gleichmäßige Orientierung ihrer Antherenbreitseiten nach innen-oben für die sternotribe Pollenübertragung vorteilhaft sein. Nicht überzeugend aber wäre die Behauptung, die anfängliche Abwärtskrümmung des Griffels sei deshalb vorteilhaft, weil der Griffel dadurch der Pollenentnahme aus den Antheren nicht im Wege stünde. Dagegen läßt sich vor allem einwenden, daß ja der Griffel erst während des männlichen Stadiums der Blüte heranwächst zu seiner definitiven Länge. Man könnte viel eher der Ansicht sein, er böte, falls er seine zentrale Lage nicht verließe, eine bequeme Anflugsgelegenheit für die Insekten.

Im ganzen handelt es bei den besprochenen Stellungsänderungen um durch geotropische Reizbarkeit modifizierte Vorgänge von Streckungswachstum der betreffenden Organe, die am Griffel gleichgültig, an den Staubblättern wohl vorteilhaft sind, deren Notwendigkeit zur Herbeiführung der Bestäubung aber keineswegs erwiesen ist. „Es geht so,

es ginge aber auch anders", wie in so vielen Fällen. Damit erledigt sich eine darwinistische Erklärung von selbst.

Anders verhält sich die zur gleichen Familie gehörige

Lopezia coronata.

Die Blüteneinrichtung dieser Pflanze wurde zuerst von Hildebrand (18, p. 76) beschrieben; auf seine Mitteilungen stützen sich alle späteren Autoren. Er lenkte das Hauptaugenmerk auf die bei Lopezia coronata bestehende Entfaltungsspannung, welche die Schnellbewegungen des einzigen Staubblattes der Blüte bedingt, und deutete sie als Anpassungserscheinung an die Bestäubung. Goebel (11) hat sich ausführlich mit der Hildebrandschen Deutung auseinandergesetzt und sie dahin widerlegt, daß es sich um eine zufällige Entfaltungsspannung handelt, der für die Bestäubung keine irgendwie wesentliche Bedeutung beizumessen ist.

Das Filament trägt durch sein Wachstum auf der Oberseite wesentlich zur Herbeiführung dieser Spannung bei. Nach deren Lösung nun setzt sich dieses Wachstum fort, so daß sich das Staubblatt in Bogen nach rückwärts zwischen die beiden schmäleren Blumenblätter krümmt.

Es fragt sich, ob diese Bewegung autonom oder induziert ist, ferner ob ihr eine Bedeutung für die Bestäubung der Blüten beizumessen ist.

Das Licht ist jedenfalls ohne Einfluß auf sie. Dagegen unterbleibt sie auf dem Klinostaten (abgesehen von Nachwirkungserscheinungen, die aber bald in Wegfall kommen). Zwar biegen sich die Filamente sämtlich etwas zurück; es ist dies aber ein passives Verhalten, bedingt durch den vom heranwachsenden Griffel auf die Filamentbasis ausgeübten Druck; entfernt man den Griffel auf frühen Stadien, so ist davon nichts wahrzunehmen.

Läßt man die Schwerkraft durch entsprechendes Festbinden der Blüte schräg einwirken, so antwortet das Filament nur mit einer recht unvollkommenen, mit einer Drehung verbundenen Aufkrümmung. Es ist dies bei seinem stark dorsiventralen Bau sehr leicht verständlich. Eine wirklich vollständige Überkrümmung kann nur dann zustande kommen, wenn die Schwerkraft in der Symmetrieebene angreift. Die ganze Bewegung ist also negativ-geotropisch.

Befremdend ist die Tatsache, daß sich das Filament weit über die Vertikale hinauskrümmt. Vielleicht liegen die Verhältnisse so, daß das Wachstum von der Schwerkraft nur ausgelöst wird, nachher aber autonom weiterläuft. Es ist aber auch möglich, und das ist wahrscheinlicher, daß nur die jeweils nachwachsende Partie sich vertikal stellt,

während in den älteren oberen Teilen des Filamentes das Wachstum erlischt und damit die Fähigkeit der geotropischen Reaktion. Es erstreckt sich übrigens das Wachstum anfänglich über das ganze Filament, doch erreicht es seine größte Intensivität in der unteren Hälfte, wie aus der Vergleichung verschiedener Stadien abgeleitet werden kann.

Es möge erwähnt sein, daß in den Rindenzellen des Filamentes sehr reichlich große freibewegliche Stärkekörner vorhanden sind.

Was eine eventuelle teleologische Deutung der Bewegungen betrifft, wie eine solche in der Literatur nicht existiert, so könnte man sagen, daß dadurch der Griffel freigelegt und die Narbe als ganze den Insekten dargeboten wird; doch ist Verf. der Überzeugung, daß auch ohne die Bewegung des Staubblattes eine sichere Bestäubung zustande käme, da die Narbenfläche vertikale Lage hat.

Ähnlich verhält es sich mit der Behauptung, daß durch diese Krümmung Selbstbestäubung vermieden wird. Das würde auch ohne die Krümmung vielleicht mit seltenen Ausnahmen durch die ausgesprochene Proterandrie der Blüte erreicht. Bei dem außerordentlich hohen Insektenbesuch, den Lopezia aufzuweisen hat, tritt Fremdbestäubung mit großer Sicherheit ein. Sollte diese aber ausbleiben, so wäre wegen der Narbennähe der Anthere doch wohl einige Aussicht auf Selbstbestäubung vorhanden (wenn die Blüte nicht selbststeril ist!), was man doch sonst nicht müde wurde, hervorzuheben (vgl. z. B. das bei Ruta Gesagte!).

Wir sehen also, daß ein überzeugender Nachweis der Zweckmäßigkeit der besprochenen Zurückbewegung des Staubblattes nicht möglich ist. Somit kann man die Bewegung nicht als Anpassungserscheinung auffassen. Viel näher liegt es, in ihr eine Entfaltungsbewegung zu sehen, ähnlich der, welche das dem Staubblatt gegenüberliegende Staminodium ausführt, mit dem Unterschied, daß sie dieser gegenüber der auslösenden Wirkung der Schwerkraft bedarf. Übrigens gibt Dufour (9) für Lopezia racemosa, die L. coronata sehr nahe steht und die gleiche Blüteneinrichtung besitzt, an, die Bewegung ihres Filamentes sei „de nature spontanée“, sie erfolge auch auf dem Klinostaten. Es würde somit bei zwei ganz nahestehenden Spezies in einem Falle eine autonome, im anderen eine induzierte Bewegung vorliegen.

Damit sind nun die sich am Lopeziafilament abspielenden Bewegungen noch nicht erschöpft. Vielmehr zeigt dieses bei der untersuchten Lopezia coronata noch eine interessante Torsion in seinem oberen Teil und im Konnektiv. Merkwürdigerweise wird dieselbe weder von Hildebrand noch von H. Müller erwähnt (ganz zu schweigen von

Knuth, der ja über nur wenige eigene Beobachtungen verfügt und hauptsächlich auf den beiden genannten Autoren und ihren Vorgängern fußt), trotzdem sie eigentlich recht auffällig ist. Auf sie geht die schwache Aufbiegung des terminalen Filamentteiles zurück, wie sie z. B. in der von Goebel gegebenen Abbildung (11, Abb. 185 *II*) sehr deutlich hervortritt. Die Torsion beträgt in ihrem Enderfolg 90° und bringt die Anthere in eine Lage, in der ihre Breitseite in die Symmetrieebene der Blüte fällt. Sie wendet also ihre geöffneten Antherenfächer einerseits nach oben, anderseits nach unten.

Die Drehung verläuft vollstädig autonom und tritt schon in der späten Präfloration noch in der Knospe auf. Doch bleibt hier die Anthere, da sie in den löffelförmigen Teil des Staminodiums eingezwängt ist, noch in ihrer ursprünglichen Lage; sie dreht sich erst zur Seite bei Befreiung des Staubblattes aus der Stamonodialklemme (vgl. die Schnittserien Fig. 24 u. 25!).

Ihre anatomischen Ursachen liegen klar zutage. Einmal ist das Filament in seinem terminalen Teil, am Übergang ins Konnektiv, stark asymmetrisch, genauer klinotroph, man kann also an ihm eine durch die Blütensymmetrieebene von der Minusseite getrennte Plusseite unterscheiden (Fig. 14, *V*, 15, *V* u. *VI*). Sodann herrscht in diesem Teil ein schräger Zellverlauf (Fig. 13), der aber erst kurz vor dem Eintreten der Torsion sich stärker ausbildet. Die Plusseite ist natürlich während des Längenwachstums des Filamentes darin gefördert; so kommt die an der Plusseite konvexe Krümmung des Filamentes zustande; gleichzeitig aber bedingt der an gleicher Stelle vorhandene schräge Zellverlauf eine Drehung, die dann die Antheren in die bezeichnete Lage bringt.

Eine teleologische Deutung des Vorganges ist nach Ansicht des Verf. nicht möglich. Man könnte denken, es würde dadurch jeweils ein Antherenfach den besuchenden Insekten direkt dargeboten, während das in der symmetrischen Lage der Anthere nicht der Fall wäre. Dazu aber ist zu bemerken, daß die Antheren beim Öffnen so stark schrumpfen, daß sie über und über mit Pollen bedekt sind. Unter diesen Umständen ist nicht einzusehen, wieso eine Drehung der Anthere von Vorteil sein sollte.

„Ziel und Zweck" hat also diese Bewegung nicht und kann deshalb auch nicht als Anpassung an die Bestäubung gedeutet werden. Man ist gezwungen, sie als zufällig, d. h. nicht adaptiv entstanden, anzusehen.

Anschließend sei noch einer merkwürdigen Erscheinung gedacht, die der Verf. während eines Klinostatenversuches mit Lopezia beobachtete. Es zeigt sich nämlich, daß die sich auf dem Klinostaten öffnenden

Blüten im terminalen Ende des Blütenstieles resupinierten, und zwar um 180°, wenn die entsprechenden Knospen lange genug der Drehung ausgesetzt waren. Bis zu diesem Winkel zeigten sich alle Übergänge von den Teilen der Infloreszenz ab, deren Blüten sich kurz nach dem Anbringen auf dem Klinostaten öffneten. War diese Winkelgröße erreicht, so blieb sie konstant. Es liegt hier ein merkwürdiger Fall vor: offenbar wird an den unbeeinflußten Infloreszenzen diese autonome Resupination durch die Schwerkraft unterdrückt, was bei der gegebenen Blüteneinrichtung sicher von Vorteil ist. Wiederholte Versuche bestätigten, daß die Erscheinung regelmäßig eintritt [1]).

Den Molastomaceen und Onograccen reiht sich die Polemoniacee

Cobaea scandens

an. Leider standen dem Verf. die anderen interessanten Vertreter des Genus, insbesondere Cobaea macrostenma, nicht zur Verfügung, so daß sich die Untersuchungen auf die genannte Pflanze beschränken mußten.

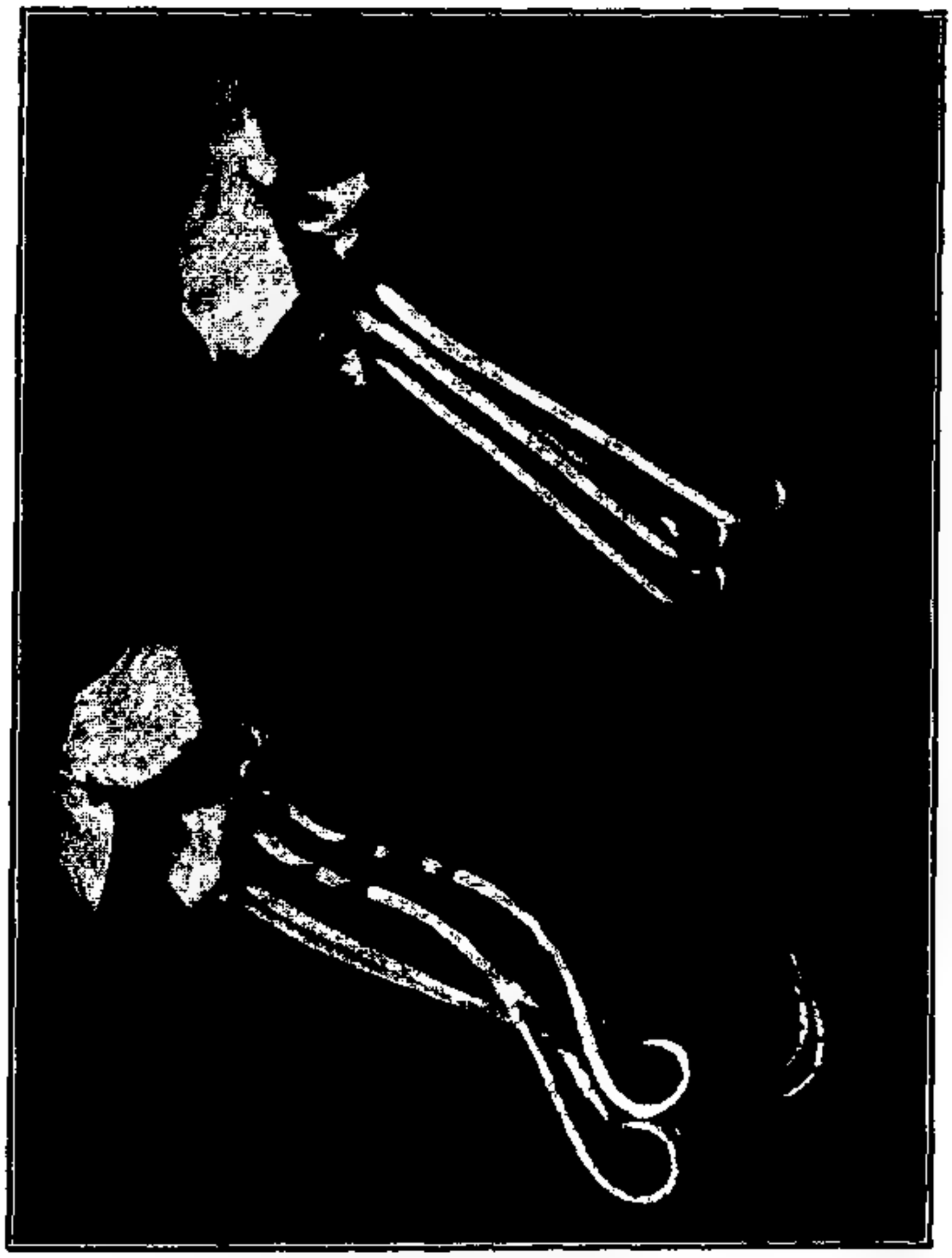
Ihre Blüten sind radiär angelegt und bleiben so bis ins mittlere Knospenstadium. Hier wird das Androeceum durch Stellungsänderungen der Staubblätter dorsiventral, ebenso das Gynaeceum durch Bewegungen des Griffels, die sich über die ganze Blütezeit erstrecken. An der Blumenkrone läßt sich eine Förderung der erdnahen Seite erst nach dem Aufblühen deutlich feststellen.

Das Androeceum besteht aus fünf sehr kräftigen Staubblättern mit extrorsen Antheren, die dies aber schon der Anlage nach sind. Im Verlaufe des Streckungswachstums der Filamente nun krümmen sich sämtliche Staubblätter an ihrer Basis nach unten, so daß sie auf die Kronröhre zu liegen kommen, ein Vorgang, der bei den seitlichen und oberen von einer Torsion nach außen begleitet ist. Dadurch kommen die Antheren parallel zueinander in eine Ebene zu liegen. Mit dieser Bewegung verbindet sich eine solche im oberen Teil der Filamente. Durch sie werden die Filamentenden bogig zurückgekrümmt und nachher vertikal gestellt, zugleich die Antheren nebeneinander mit den Breitseiten (Außenseiten) nach oben vor dem Eingang der noch geschlossenen Blüte angeordnet. Bis zum Aufblühen und noch in den ersten Stadien

---

1) Nach der Abbildung, die Kirchner (24, p. 159) von der Blüte vom Lopezia miniata gibt, sowie nach ihrer Beschreibung wäre diese resupiniert, und zwar um 180°. Er schreibt, daß das Staminodium nach aufwärts gerichtet ist. Auf des Verf. Veranlassung verglich Herr Geheimrat Kirchner die Originalzeichnung, wobei sich die Angabe, die Blüten dieser Art seien resupiniert, als Irrtum herausstellte. Auch Hildebrand (20, p. 476) gibt eine Beschreibung der Pflanze.

der Anthere strecken sich die Filamente noch stark in die Länge, auch in ihrer Stellung und Krümmung treten noch kleine Veränderungen auf (Fig. 26 oben, Fig. 17). Erst nachdem sie verstäubt sind, biegen sich ihre Enden noch weiter zurück, aber nicht ganz symmetrisch, so daß eine schlingenförmige Figur entsteht (Fig. 16 unten). Während des männlichen Stadiums der protandrischen Blüte hat sich der Griffel stark



Cobaea scandens. Staubblätter und Griffel nach Entfernung des Perigons im letzten Knospenstadium (oben) und während des Verstäubens der Antheren (unten).

in die Länge gestreckt. Nachdem er sich schon mit den Filamenten an seiner Basis nach abwärts gekrümmt hat, geschieht dies jetzt bei der Narbenreife in umgekehrter Richtung an seiner Spitze. So verwelkt er.

Merkwürdig sind die Umfärbungen der Krone. Diese ist anfänglich mattgrünlich und färbt sich bis zum weiblichen Stadium der Blüte dunkelviolett um. Verf. vermutete, es möchte die Erscheinung mit den ausgezeichneten, lange vorhandenen Kelchblätterknospenschutz der Blüte

zusammenhängen und beraubte deshalb eine Anzahl von Blüten auf frühen Stadien desselben. Es zeigten sich aber keinerlei Veränderungen.

Durch entsprechende Versuche[1]) wurde festgestellt, daß sämtliche Bewegungen von Staubblättern und Griffeln geoinduziert sind, wie schon Scholtz (36) vermutet hat. Das Licht ist ohne Einfluß auf ihren Ablauf. Die Filament- und Griffelbasis reagiert positiv-geotropisch, oberes Filament- und Griffelende dagegen negativ-geotropisch, während das viel längere Mittelstück beider Organe sich indifferent verhält. Freilich kann sich unter normalen Verhältnissen die Bewegung nicht auswirken, die Kronröhre, auf welcher die Organe zu liegen kommen, steht dem im Wege. Entfernt man sie, so stellen sich sowohl Staubblätter wie Griffel in die Richtung des Erdradins. Das hat natürlich auch eine Modifikation der Krümmung im oberen Filamentende zur Folge; während dieses bei normaler geneigter Lage der Staubblätter bei vertikaler Stellung mit dem unteren Filamentteil einen Winkel von ca. 70° bildet, krümmt es sich in dieser Lage so stark zurück, daß es wieder vertikal, also mit dem unteren Teil parallel steht. Das Griffelende krümmt sich, wie leicht verständlich, bei vertikaler Griffellage nicht.

Staubblätter und Griffel wachsen bis zu ihrer Reife stark in die Länge, und zwar in ihrer ganzen Ausdehnung, also auch im mittleren Abschnitt. Für die Enden ist das ohne weiteres klar, da die Krümmungen auf dem Längenwachstum beruhen. Das gleiche allgemeine Streckungswachstum hat also an der positiv-geotropischen Basis eine Krümmung nach unten, am negativ-geotropischen Ende eine solche nach oben zur Folge, während das indifferente Mittelstück gerade bleibt.

Im übrigen bewirkt das schräge Angreifen der Schwerkraft an der Basis der seitlichen und obenstehenden Filamente auch hier wie bei Epilopium angustifolium, eine Torsion. Die Verhältnisse liegen hier den dortigen beinahe analog, nur fehlt hier die autonome Komponente, die Filamentepinastie. Auch sind die Filamente an der Basis nicht so stark dorsiventral wie dort oder gar bei Monochaetum (Fig. 18, *II*). Durch diese Torsion werden sämtliche Staubblätter symmetrisch zur Schwerkraftsrichtung orientiert; die Schwerkraft muß so in den oberen Teilen in deren Symmetrieebene angreifen, was der Grund dafür ist, daß die Filamentenden nur symmetrische Krümmungen ausführen.

---

1) Auf dem Klinostaten brachte Verf. trotz wiederholter Versuche keine Blüte zum Aufblühen. Doch blieben die Blüten radiär bis zum Vertrocknen, das in einem Stadium erfolgte, wo normale längst dorsiventral waren. Nebenbei sei bemerkt, daß auch die schmale Dorsiventralität der Kronröhre geotropischer Natur ist.

Mit dem Verstäuben der Antheren setzen im Filament Schrumpfungen ein, und zwar schrumpft nicht das axile Gewebe, wie Scholtz (36) meint, stärker als das periphere, sondern, wie ohne weiteres zu sehen ist, das periphere stärker als das axile. Das hat zur Folge, daß sich das axile Gewebe in wellenförmige Falten legt. Die Schrumpfung des Hautgewebes hat auch zur Folge, daß die basale Krümmung zum Teil rückgängig gemacht wird, d. h. sich die Filamente aufrichten.

Im Filamentende ist der Vorgang ein anderer. Dieses wird nämlich unter (passiver) Fortsetzung der Überkrümmung aufgerollt, so daß eine Schleife entsteht. Diese Aufrollung stellt sich meist als die erste Windung einer Spirale dar. Offenbar beruht die Erscheinung auf einem verschiedenen Verhalten von Ober- und Unterseite des Filamentendes beim Austrocknen. Schneidet man nämlich verstäubende Staubblätter ab und legt sie auf den Tisch, so tritt die terminale Einrollung nach kürzerer oder längerer Zeit auf; legt man ebensolche in Wasser, so zeigt sich überhaupt keine Einrollung; legt man eben eingerollte Staubfäden in Wasser, so wird in vielen Fällen die Einrollung rückgängig gemacht. Im übrigen besitzt dieser obere Filamentteil einen ziemlich unregelmäßigen anatomischen Bau, der das asymmetrische Verhalten beim Einrollen verständlich macht (Fig. 18, *I*). Diese Filamentschrumpfung verkürzt natürlich die Staubblätter, so daß sich die Antheren von der Narbe entfernen, abgesehen davon, daß sie infolge des Welkens schlaff herabsinken.

Es sei noch kurz erwähnt, daß die Krümmungsebene des Griffels keine konstante Beziehung zu seinem anatomischen Bau erkennen läßt, d. h. zu einer seiner drei Symmetrieebenen.

Damit ist der kausale Zusammenhang klar gestellt und es fragt sich nun, in welcher Beziehung die Stellungsänderungen von Staubblättern und Griffel zur Bestäubung der Blüte stehen. Leider sind aber noch nicht einmal die Bestäuber bekannt. Was darüber angegeben wird, ist unbrauchbar, da es sich auf einheimische Tiere beschränkt. Die Pflanze bewohnt aber das tropische Amerika. Knuth (25) vermutet größere Kolibris als Bestäuber, was vielleicht zutrifft. Verf. erscheint es wahrscheinlicher, daß, wie bei verwandten Arten (z. B. Cobaea macrostemma (35) Sphingiden die Blüte bestäuben. Nach der Stellung der Antheren handelt es sich um eine sternotribe Pollenübertragung; Delpino (8) stellt die Pflanze die Klasse „apparecchi tubati“ zum „tipo digitaliforme forma sternotriba“ und beschreibt die Blüte ausführlich. Besonderen Wert legt er auf die Dichogamie und die gleichmäßige Stellung von

Antheren und Narbe in der „area d'impollinazione", wodurch notwendig Fremdbestäubung erreicht werde.

Daß diese Stellung sehr vorteilhaft ist, kann kaum bestritten werden; das gilt auch für die der reifen Narbe, die an die Stelle der Antheren zu stehen kommt. Somit sind auch die Bewegungen, die Staubblätter und Griffel ausführen, bei der gegebenen extrorsen Antherenstellung als *nützliche* zu bezeichnen. Die nebeneianderliegenden Antheren bieten dem besuchenden Insekt tatsächlich eine so große Fläche an, daß es sich wohl notwendig mit Blütenstaub beladen muß.

Die gesamten Bewegungen, denen wir hier begegnen, sind nun Folgen von Bau und geotropischer Reizbarkeit der Staubblätter, können also nicht adaptiv oder darwinistisch gedeutet werden. Verf. ist der Ansicht, daß es sich hier um einen „zufälligen" Anordnungsmodus von Staubblättern und Griffeln handelt; Cobaea scandens ist eben nur eine Möglichkeit neben anderen, die in der gleichen Gattung realisiert sind, z. B. in Cobaea macrostemma oder C. penduliflora. Auch hier kann man wohl mit vollem Rechte sagen: „Es geht so, es ginge aber auch anders" (Goebel). Wenn von einem Nutzen die Rede ist, so handelt es sich um die Ausnützung eines Gestaltungsverhältnisses und von Bewegungen, die in der Pflanze begründet liegen; man kommt mit Goebel (12, p. 305) zu der Ansicht, „daß die Natur das Gute nimmt, wo sie es findet; wie es zustande kommt, ist ihr offenbar gleichgültig".

Über Behauptungen wie die von Comes (6), daß der Nektar der Pflanze dazu diene, den Pollen von den Antheren auf die Narbe zu schwemmen und so Autogamie herbeizuführen — eine Bemerkung, die wahrscheinlich auf der Beobachtung beruht, daß manchmal ein Tropfen Nektar aus dem „Safthalter" hervordringt — braucht kein Wort verloren zu werden. Dagegen soll nach Kerner (23) Autogamie dadurch zustande kommen, daß sich in der ersten Postfloration der Blütenstiel nach abwärts krümmt, die Blüte so in vertikale Lage bringt, wodurch Antheren und Narbe genähert und zur Berührung gebracht würden. Verf. konnte einen derartigen Vorgang nie beobachten. Die erwähnte Krümmung des Blütenstieles tritt erst ein, wenn Blumenkrone und Staubblätter längst abgefallen sind. Außerdem hätte die gegenseitige Berührung von Narbe und Antheren keinen Wert, da Autogamie nach Behrens (1) wegen Selbststerilität unmöglich ist.

Mit den Verhältnissen von Cobaea scandens stimmen in vieler Hinsicht jene überein, die wir in einer Reihe von

Liliaceen und Amaryllidaceen

vorfinden, d. h. es krümmen sich in ihren Blüten die Filamente an der

Basis abwärts — ein Vorgang, der bei den oberen und seitlichen wie dort von einer mehr oder weniger bedeutenden Torsion begleitet ist — in ihrem oberen Teil dagegen aufwärts. Gleiches gilt vom Griffel. Dazu verändern bei einer Reihe von Arten die Perigonblätter ihre Stellung, so daß dorsiventrale Blüten resultieren.

Mit diesen Pflanzen hat sich Vöchting (41) beschäftigt und er hat gefunden, daß wir es bei Asphodelus luteus, Hemerocallis, Funckia und Agapanthus mit geotropischen Bewegungen der Blütenorgane zu tun haben, daß also die Dorsiventralität dieser Blüten eine geoinduzierte ist. Die Staubblätter und ihr Griffel sind an ihrem Grunde positiv, in ihren oberen Teilen negativ-geotropisch.

Es gibt aber auch andere Verhältnisse, so bei Amaryllis formosissima, bei der die Blütendorsiventralität eine besonders ausgeprägte und „konstitutionelle", d. h. autonome ist. Deshalb gestaltet sich die Frage nach dem physiologischen Charakter der Staubblatt- und Griffelbewegungen hier besonders interessant. Vöchtings Untersuchung lehrte nun, daß die Stellungsänderungen der Staubblätter und Griffel hier autonom oder induziert sein können. „Spontaneität" und Geotropismus stehen gewissermaßen in einem Wettstreit derart, daß gewöhnlich die Schwerkraft überwiegt. Bringt man die Blüten auf den Klinostaten, so erfolgen die Krümmungen autonom und in der Symmetrieebene der Blüte, hier ist die Schwerkraft vollkommen ausgeschaltet. Wird aber z. B. die Blüte umgebunden, oder ihre Symmetrieebene schräg zur Vertikalen orientiert, so treten die nämlichen Krümmungserscheinungen in einer außerhalb der Symmetrieebene gelegenen Ebene auf, diesmal unter dem Einfluß der Schwerkraft; diese hat das Übergewicht über die Klino-, Epi- und Hyponastie der einzelnen Filamente.

Wieder anders liegen die Verhältnisse bei Lilium Martagon L.; hier zeigt vor allem der Griffel eine interessante Krümmung in seinem mittleren und oberen Teil, die unter normalen Bedingungen stets nach der Außenseite der Pflanze erfolgt und gewöhnlich zur Berührung der Narbe mit der einen oder anderen Anthere führt, die sehr leicht beweglich an ihren Filamenten aufgehängt sind. Die Filamente krümmen sich in ihrer mittleren Achse schwach epinastisch nach außen.

Die Griffelkrümmung wurde von Chodat (5) untersucht und als induziert erkannt. Bei ihrem Zustandekommen müssen zwei Faktoren zusammenwirken, das Licht und die Schwerkraft, von denen das erstere von entscheidender Bedeutung ist; im Dunkeln nämlich erfolgt überhaupt keine Krümmung, im diffusen Licht krümmt sich der Griffel in der Vertikalebene, bei einseitiger Beleuchtung aber gewinnt das Licht

wieder die Oberhand, so daß es sich dabei nach der Lichtquelle wendet. Das Licht hat also hier eine auslösende und die Richtung der Bewegung beeinflussende Wirkung. Wir haben es hier mit einer Bewegung zu tun, die auf Licht und Schwerkraft beruht.

Wir finden so bei den Liliaceen und Amaryllidaceen rein geotropische Induktion neben einer auf Licht und Schwerkraft beruhenden; außerdem in Amaryllis formosissima noch einen Fall autonomer, in die Richtung der Symmetrieebene fallender Bewegungen, deren autonomer Charakter aber bei schrägem Angreifen der Schwerkraft von dieser vollständig verdeckt wird.

Was die Teleologie der Stellungsänderungen in den Fällen von Funckiatyp anlangt, so werden dadurch die Antheren zu einer Gruppe zusammengeordnet, in die auch die Narbe durch die Griffelkrümmung zu liegen kommt, kurz: es kommt eine „area d'impollinazione" zustande. Daß diese Anordnung der Antheren und der Narbe einen gewissen Vorteil bedeutet in der Sicherheit der Pollenübertragung, ist, wie schon früher erwähnt, Verf. nicht zweifelhaft. Es ist aber immer zu bedenken, daß es bei anderen Liliaceen bei im wesentlichen gleicher Bestäubungsweise auch ohne oder mit nur unwesentlichen Krümmungen geht.

Die Griffelbewegung bei Lilium Martagon scheint insofern von Vorteil zu sein, als bei ausgebliebener Kreuzbefruchtung durch die durch sie herbeigeführte Berührung von Antheren und Narbe Autogamie eintreten kann, welche, wie schon Sprengel (38) nachwies, von Erfolg ist. Dieser Autor glaubt sogar, es sei dies die einzige Art, wie Lilium Martagon befruchtet werde, und begreift als echtes Kind einer naiv-teleologischen Naturauffassung nicht, warum die Blume sechs Antheren hat (der Griffel berührt gewöhnlich nur die beiden obenstehenden!) und dazu Farbe und Nektar. Es wird jedoch die Blume eifrig von Tagfaltern und Sphingiden (namentlich Macroglossa) besucht. Bei der hier stattfindenden Autogamie handelt es sich natürlich nur um eine „Ausnützung".

Zu Amaryllis formosissima soll noch kurz bemerkt werden, daß sich diese Art natürlich von einer mit radiären Blüten ableitet, wie sie sogar innerhalb ihres Genus vorkommen und durch Übergänge mit ihr verknüpft sind. Wahrscheinlich beruhten auch hier die Bewegungen im Androeceum und am Griffel ursprünglich ausschließlich auf der Schwerkraftseinwirkung. Die auf Ernährungsverhältnisse zurückzuführende Änderung der Blütensymmetrie beeinflußt nun auch bei fehlenden äußeren Einwirkungen das Verhalten, d. h. die Wachstumsverhältnisse von Filamenten und Griffel. Wenn man eine „Prognose" stellen will,

so würde diese dahin lauten, daß die in Rede stehenden Krümmungsbewegungen unter dem Einfluß der Gesamtsymmetrie der Blüte auf dem Wege sind, aus induzierten in autonome überzugehen.

Einen eigentümlichen Blütenbau zeigt die sich an Lilium Martagon anschließende Gloriosa superba L. Die Blüten werden, anfangs aufrecht, im späten Knospenstadium nickend. In dieser Stellung öffnen sie sich, wobei sich die sechs grellgelb und feuerrot gefärbten Perianthblätter weit nach rückwärts schlagen, so daß sie schräg nach oben stehen. Dadurch kommt das Androeceum und Gynaeceum vollständig frei zu liegen (Fig. 19). Die Staubblätter stellen sich senkrecht zur Blütenachse ein und spreizen so radförmig auseinander; ebenso verhält sich der auf dem länglichen Fruchtknoten sitzende Griffel.

Die Bewegungen der Staubblätter machen dem Verständnis keine Schwierigkeit, wenn man sie in Verbindung mit den energischen Entfaltungsbewegungen der Perianthblätter betrachtet. Anders beim Griffel. Der Gedanke, es handle sich bei ihm um transversalen Geotropismus, ist naheliegend, aber bestätigt sich nicht. Vielmehr liegt eine autonome Bewegung vor, die nicht schwer zu durchschauende anatomisch-morphologische Grundlagen hat. Das Gynaeceum ist nämlich stark dorsiventral ausgebildet, insofern, als das eine der drei Fruchtblätter um ca. $^1/_4$ der Länge den beiden anderen nachsteht (Fig. 20, *D I*). Im Querschnitt kommt die Dorsiventralität des Fruchtknotens nicht zum Ausdruck (Fig. 21), wohl aber die des Griffels; seine dem kürzeren Fruchtblatt entstammende Seite ist viel schwächer ausgebildet als die den bei den größeren Fruchtblättern zugehörende (34).

Der Dorsiventralität des Fruchtknotens entsprechend steht der Griffel nicht in dessen Mitte in der Blütenachse, sondern erhebt sich in der Symmetrieebene des Gynaeceums im Bogen aufrechtstehend; der obere freie Teil steht in der Knospe aufrecht (Fig. 20, *I*); aus dieser Stellung gelangt er durch eine Krümmung im unteren Abschnitt die in der Symmetrieebene erfolgt und auf stärkeres Wachstum der geförderten Seite zurückgeht, in die horizontale Lage, in der die dreiästige Narbe in Aetherennähe entfaltet (Fig. 19, Fig. 20, *II*).

Die Dorsiventralität des Gynaeceums, allerdings nicht die des Griffels, findet sich einzig bei Piffard (34) für Gloriosa simplex L., die nach der Diagnose ganz mit Gloriosa superba L. übereinstimmt, kurz erwähnt, als vornehmlichste Eigentümlichkeit der Blüte. Sonst, z. B. bei Engler-Prantl, werden zwar die Zahlenverhältnisse erwähnt, nicht aber anscheinend so nebensächliche Kleinigkeiten im Blütenbau, wie sie hier interessieren.

Es knüpft sich an die kausale Untersuchung die teleologische Frage: Ist diese Griffelstellung und damit die Griffelbewegung für die Bestäubung von Bedeutung und kann sie als Anpassung gedeutet werden?

Der Beantwortung dieser Frage geht die nach den Bestäubern voraus. Darüber finden sich in der Literatur nur Vermutungen. Man könnte an Ornithophilie denken. Es müßten dann Naktariniiden die Bestäubung vollziehen, da die Pflanze im tropischen Afrika und Asien zu Hause ist. Verf. dünkt das aber wenig wahrscheinlich wegen des Baues der Nektarien. Der Nektar wird nämlich an der Basis der Perigonblätter in einer rinnenförmigen Vertiefung über dem Mittelnerven abgesondert, die von zwei Falten überdacht ist, deren Ränder sehr fest zusammenschließen (Fig. 10, *II*). Die Möglichkeit des gelegentlichen Vogelbesuches wird damit nicht in Abrede gestellt. Wahrscheinlicher ist es, daß größere Insekten die Bestäubung vollziehen, wobei nach Delpino (7), referiert bei Hildebrand (19, p. 276) die Staubblätter als Anflugstangen dienen. Ob Hymenopteren, wie Delpino ursprünglich, oder Sphingiden, wie er später glaubte, oder aber Tagfalter, wie Fritz Müller (28) vermutet im Hinblick auf die Geruchlosigkeit, die Farbe und den Farbwechsel der Blumen, die sich nach der Bestäubung lebhaft röten, die Blüte bestäuben, ist nicht bekannt. Es werden aber wohl Hymenopteren und Falter in Betracht kommen. Jedenfalls erscheint bei der Stellung der Perigon- und Staubblätter, die Lage der Nektarien und die Art und Weise des durch sie gegebenen Insektenbesuches die Stellung und mithin Bewegung des Griffels als sehr vorteilhaft, weil dadurch die Narbe ungefähr die Lage der Antheren einnimmt und der Berührung durch die pollenbeladene Körperunterseite der Blumengäste dargeboten wird, somit große Aussicht auf Bewegung hat.

Hildebrand (19, p. 278) gibt an, eine Verschiedenheit in der Stellung der „Geschlechtsteile“ bei jungen und alten Blüten gefunden zu haben. Verf. konnte solches nie sehen. Sollte die Hildebrandsche Angabe zu Recht bestehen, so müßte es sich um ein außerordentlich rasch vorübergehendes Stadium handeln. Dann aber könnte der Erscheinung nicht die Bedeutung zukommen, die ihr Hildebrand beilegt, nämlich die, daß Fremdbestäubung dadurch herbeigeführt wird; denn es liegt keine ausgeprägte Dichogamie vor.

Sehr einleuchtend ist Hildebrands Bemerkung, daß „Selbstbestäubung durch die Insekten nicht zu den Unmöglichkeiten gehört“; wir dürfen annehmen, daß sie häufig eintritt (wenn die Blüte nicht

selbststeril ist. Piffard (34) ist der Ansicht, es käme auch ohne Insektenbesuch regelmäßig zur Selbstbestäubung, ein Vorgang, „which accounts for the singular shape of the blossom“. Verf. konnte an geschützten Blüten von Exemplaren des Münchener Botanischen Gartens nie beobachten, daß Pollen auf die Narbe gelangte. Piffard meint, die Wahrscheinlichkeit der Selbstbefruchtung sei bedeutend erhöht „by a rotary movement of one of the locules of the ovary“. Auch diese Bemerkung muß als wenigstens für Gloriosa superba L. unzutreffend zurückgewiesen werden — sie ist ja auch für Gloriosa sehr unwahrscheinlich; bei dem geschilderten Bau der Blüte ist das Zustandekommen eines „rotary movement“ des Griffels gänzlich unverständlich.

Es wurde oben die Blüteneinrichtung und besonders die Griffelbewegung von Gloriosa als zur Bestäubung geeignet bezeichnet; es ist aber hier namentlich im Hinblick auf die bei Lilium Martagon vorliegenden Verhältnisse besonders klar, daß es sich lediglich um eine Modifikation des Liliaceenblütentypus handelt, für die eine Notwendigkeit nicht besteht: „es ginge anders, es geht aber auch so“. Damit ist jedoch einer darwinistischen Deutung der Boden unter den Füßen entzogen.

Ganz anders geartet sind die Bewegungserscheinungen der Staubblätter und Griffel von Passiflora und Nigella.

Passiflora.

Es wurde Passiflora Impératrice Eugénie hort. untersucht, ein Gartenbastard, dessen Blütenbau und Blütenbiologie aber nicht von der gewöhnlichen Passiflora coerulea abweicht.

Sowohl Staubblätter wie Griffel dieser Pflanze vollführen Bewegungen, die seit Medicus die Botaniker beschäftigen. Der gröbere Bau der Blüte wird als bekannt vorausgesetzt.

Wenn sich die Blüte öffnet, sind die Antheren noch intrors und die Griffel stehen gerade empor. Schon während des Öffnungsvorganges aber ändert sich das: die Antheren krümmen sich im Konnektiv über, bis sie in der spiegelbildlichen Stellung angelangen, um dann durch eine Torsion im Konnektiv mit ihrer Längsachse sich rechtwinklig zur Spitze der Filamente, wo sie befestigt sind, zu orientieren. In dieser Stellung öffnen sie sich. Unterdessen haben sich die drei Griffel durch eine Krümmung im basalen Teil abwärts bewegt, so daß sie gerade gestreckt sind und die Narben sich in Antherenhöhe befinden (Fig. 23 u. 24).

Es entsteht die Frage, ob es sich dabei um autonome oder induzierte Bewegungen handelt. Geotropischer Charakter war von vorn-

herein nicht zu erwarten, da sich in den einzelnen Blüten der Versuchspflanze, die ganz verschieden zum Erdradius orientiert waren, keine Modifikationen zeigten. Eigens daraufhin angestellte Umkehrversuche bestätigten dies.

Auch das Licht ist ohne Einfluß, wie Dunkelversuche bewiesen. Es liegen also autonome Bewegungen vor.

Der nähere Mechanismus, besonders der komplizierten Bewegungen am Staubblatt, wurde nun genauer untersucht.

Die Bewegungen beschränkten sich auf das sehr dünne und zarte Konnektiv. Es bildet die Forsetzung des mittleren Filamentstreifens. Das Filament ist breit und gedrungen. Von besonderer Bedeutung für das Zustandekommen der Bewegungen der Anthere sind die Ränder seines oberen Teiles. Diese erheben sich nach außen wulstartig und umschließen so eine Art Furche, deren Fortsetzung das Konektiv darstellt. Dieses ist etwas unterhalb der Mitte der Anthere zwischen zwei höckerartigen Hervorragungen inseriert. Im folgenden soll die erwähnte Furche „Filamentpfanne", die Höcker des Antherenmittelstückes „Antherenkugel" heißen wegen der evidenten Analogien mit tierischen Gelenken.

Die Resupination der Anthere erfolgt nun durch starkes epinastisches Wachstum im Konnektiv, wodurch dessen äußere Seite (Unterseite) sehr stark in Falten geworfen wird (Fig. 27 u. 28), ein Vorgang, der mit Gewebequetschungen und teilweisem Loslösen der Epidermis von den hypodermalen Gewebeschichten begleitet ist.

Das Konnektiv verjüngt sich nach oben zu sehr stark (Fig. 29 und 30). Das drückt sich im Zellverlauf der Epidermis darin aus, daß randständige Zellreihen von der Oberseite auf die Unterseite bzw. umgekehrt übergreifen. Das entspricht natürlich einem schrägen Zellverlauf an einem Konnektiv von gleichmäßiger Breite, einem nicht verjüngten Konnektiv. Ferner lehren Querschnitte, daß das Konnektiv in seinem verjüngten Teile stark asymmetrisch gebaut ist, was nicht nur im Gesamtbilde des Querschnittes, sondern auch im Bau des Leitbündels zum Ausdruck kommt (Fig. 25). Wir können also eine Plus- und Minusseite unterscheiden. Die Plusseite ist offenbar auch in Längenwachstum gegenüber der anderen gefördert; das zeigt sich schon (allerdings nicht stets in gleich hohem Maße), wenn man die Anthere vom Konnektiv abtrennt und dieses von der Fläche betrachtet (Fig. 30). Es ist weiter für das Folgende noch wichtig, daß der Querdurchmesser der Antherenkugel bedeutend größer ist als der der Filamentpfanne. Bei der Überkrümmung wird nun erstere gegen die „Pfanne" gedrückt,

kann aber in diese aus dem erwähnten Umstande nicht eindringen. Dies wird möglich, wenn Anthere und Filamentende senkrecht zueinander orientiert sind; dann stimmen „Kugel“ und „Pfanne“ aufeinander.

Die Epidermis von Konnektivhöcker und Filamentfurche ist wie am ganzen Filament sehr glatt und damit ist eine sehr leichte Verschiebbarkeit der Antherenkugel gegen die Pfannenwände gewährleistet.

Dies alles ist für das Zustandekommen der Antherendrehung von Wichtigkeit und muß bei der Erklärung ihres Zustandekommens berücksichtigt werden. Eingeleitet wird dieselbe, wie man annehmen muß, durch das asymmetrische Wachstum des Konnektives, das im Verein mit dem erwähnten einem schrägen gleichkommenden Zellverlauf eine, wenn auch leichte Torsion des Konnektives bedingt. Dadurch wird die Anthere aus ihrer mit dem Filament gleichsinnigen Lage gebracht und die Antherenkugel gegen die Filamentpfanne verschoben. Da erstere nun vom Konnektiv gegen die Pfanne gezogen wird, so entsteht ein Drehmoment, das durch die Glätte der Epidermisoberfläche verstärkt wird und sich, da kein Hindernis entgegensteht (das schwache Konnektiv dürfte nicht wesentlich entgegenwirken!) natürlich voll auswirkt; das ist erreicht, wenn die Kugel auf dem Boden der Filamentpfanne ruht. Dann befindet sich die Anthere in senkrechter Lage zum Filament. Daß das Konnektiv die Anthere an das Filament heranzieht, beruht letzten Endes auf seinem stark epinastischen Wachstum, das wohl mit seiner ausgeprägten Epitrophie (Fig. 28) zusammenhängt und durch das es schwanenhalsartig übergebogen wird, so daß es mit seiner Unterseite auf dem Filament aufliegt und so ganz in die Filamentpfanne zu liegen kommt (Fig. 28). Ans dieser seiner Lage kann man es nicht lösen, ohne es abzubrechen, infolge der starken Turgeszenz des Gewebes seiner Oberseite. Dieses ist im unteren breiteren Konnektivteil noch einmal so stark als das unter dem Leitbündel gelegene. Im oberen verjüngten Konnektivabschnitt dagegen ist es nicht stärker entwickelt und darauf beruht es wohl, daß diese schmale Gewebebrücke wenig resistent ist. Dieser Umstand macht sie als Gelenk in doppelter Hinsicht geeignet. Einmal muß sie als Gelenk funktionieren zwischen dem unteren Konnektivabschnitt und der Anthere, die ja dem Konnektiv in die Filamentpfanne, wie erwähnt, nicht folgen kann. In diesem Fall muß sie sich vom unteren Teil abbiegen lassen (Fig 28). Sodann wirkt sie als Torsionsgelenk, indem sie sich selbst schwach tordiert (als aktives Gelenk) und indem sie der passiven Fortsetzung der Drehbewegung keinen Widerstand entgegensetzt (passives Gelenk).

Nach der vorausgehenden Schilderung des Zustandekommens der Antherenbewegung ist diese teils eine aktive, teils eine passive. Aktiv ist die ganze erste Phase, d. h. der Ablauf bis zur Beendigung der Resupination, von der zweiten Phase, der Drehbewegung, ist aktiv nur der erste Teil, die ungefähr bis 30° aus der Ausgangsstellung führende Torsion. Der weitere Drehungsablauf ist rein passiver Natur und wird auf Grund der vorausgegangenen Wachstumserscheinungen lediglich durch die morphologischen Eigenschaften von Anthere und Filament in ihrem Zusammenwirken bedingt.

Das läßt sich durch folgenden kleinen Versuch erhärten. Würde die Pfannenbildung, die auf die Randwulstbildung des Filamentes zurückgeht, keine Bedeutung haben, so müßte das Konnektiv allein imstande sein, die Anthere in horizontaler Lage zu erhalten. Dies ist nicht der Fall. Trägt man die Randwülste vorsichtig ab, so sinkt die Anthere herab bis zu dem Winkel von ca. 30° der Eigendrehung des Konnektives. Es wäre auch nachgerade nicht verständlich, wie so das schwache Gelenk des Konnektives imstande sein sollte, die doch verhältnismäßig recht große und schwere Anthere in die wagerechte Stellung zu befördern, zumal der ursprünglich obere, nach der Resupination untere Teil der Anthere nach oben, der kürzere und leichte aber nach unten gedreht wird.

Daß diese Drehung der Anthere nicht regelmäßig eintritt, ist daraus verständlich, daß die Konnektivasymmetrie nicht regelmäßig ausgebildet wird, was auch bei ihrem Auftreten erst in den späten Stadien der Präfloration stattfindet. Außerdem kann die Torsion in manchen Fällen zu schwach sein, um die Anthere soweit zu drehen, daß die Gelenkvorrichtung zum Einschnappen gebracht wird. Dann aber kann man das künstlich durch Schütteln der Blüte erreichen, wobei man eine ruckartige Bewegung der Antheren wahrnimmt, die das Einschnappen bezeichnet.

Es handelt sich also hier um einen recht komplizierten Bewegungsvorgang, an dessen Zustandekommen sowohl innere wie äußere Formverhältnisse beteiligt sind.

Auch die Griffelkrümmung ist von äußeren Einflüssen unabhängig. Sie stellt also eine einfache Nutation dar, die vielleicht aus dem dorsiventralen Querschnitt des Griffels verständlich wird, womit ja sehr häufig eine verschiedene Intensität des Wachstums auf Ober- und Unterseite gegeben ist (physiologische Dorsiventralität). Das ist auch von der Resupination des Konnektives zu sagen; es muß gegenüber dem ebenfalls stark dorsiventralen Filament durch eine physiologische

Dorsiventralität ausgezeichnet sein, die das rege epinastische Wachstum hervorruft, das im Filament nicht auftritt.

Die Griffelbewegung hält Medicus (30) für einen Ausfluß der „Neigung der Pflanze sich zu begatten". Die über den Staubblättern stehenden Pistille „würden keiner Befruchtung fähig sein, wenn sie ihre erste Stellung behielten". Erst dadurch, daß sie „zu den Staubblättern heruntersteigen" (in die „area d'impollinazione" nach Delpino, die hier ringförmig ist), können sie ihre Narben mit Pollen beladen und befruchten. Nun findet man tatsächlich sehr häufig Pollen auf den Narbenflächen, der durch gegenseitige Berührung von Antheren und Narben dahin gekommen ist. Es könnte also Selbstbefruchtung stattfinden — aber die Blüten sind selbststeril, wie schon John Scott 1875 (37) gezeigt hat. Die Medicussche Deutung der Griffelbewegung ist also unbrauchbar. Sein Zeitgenosse Sprengel (38) dagegen hat richtig den Bestäubungsmechanismus der Blüte erkannt und ihn anschaulich beschrieben; spätere Autoren wie Delpino und H. Müller haben zudem nichts Wesentliches hinzugefügt.

Auf Grund der geschilderten Bewegung öffnen sich die Antheren nach dem Blütengrund hin. Die Bestäuber, als welche vor allem, wie aus den nur spärlichen Angaben in der Literatur hervorzugehen scheint — Delpino (7, p. 31, ref. bei Hildebrand, Bot. Ztg. 1867, p. 284) hat Hummeln die Bestäubung ausführen sehen — große Hymenopteren in Frage kommen, werden durch die eigenartige „Krone" gezwungen, bei der Honigausbeutung die Blütenachse zu umwandern, wobei sie mit ihrem Rücken den Pollen von den Antheren abbürsten. Daß für diese Art der nototriben Pollenübertragung die zu den Filamenten rechtwinklige Lage der Antheren eine besonders günstige ist, ist ohne weiteres einleuchtend, da so die Antherenflächen gänzlich in die Umwanderungsrichtung fallen, also sich in ihrer ganzen Ausdehnung den Insekten darbieten. Desgleichen ist die Bewegung des Griffels für eine sichere Bestäubung entschieden von großer Bedeutung. Denn durch sie werden die Narben mit den Antheren auf gleiche Höhe gebracht, also den Insekten dort dargeboten, wo in der dichogamen, und zwar protandrischen Blüte vorher die Antheren sich öffneten.

Man muß also hier den Bewegungen eine große Bedeutung zusprechen; damit aber ist nicht gesagt, daß sie zur Herbeiführung der Bestäubung unbedingt notwendig sind. Bei einfacheren Formen der Familie, wie bei Tryphostemma, geht es auch ohne derartige Bewegungen von Staubblättern und Griffeln. Sie gar als „herangezüchtet" zu betrachten, ist gänzlich unmöglich. Angenommen, sie hätten sich aus lauter kleinen

Abweichungen summiert, so müßte sich zeigen lassen, daß die nützlich gewesen sind. Für eine Resupination, die die Anthere aber nur z. B. bis zu $^1/_8$ der ganzen Bewegung umdreht oder den Griffel nur zur Hälfte herabkrümmt, kann das aber wohl nicht behauptet werden. Vielmehr muß der ganze Apparat so, wie er jetzt ist, vorliegen, wenn er überhaupt vorteilhaft und für die Bestäubung in besonderem Maße geeignet sein soll. Überdies ist er auch bei Passiflora alata Ait. in gleicher Weise wie bei Passiflora coerulea ausgebildet, hier aber muß er, soweit Verf. sehen kann, wirklich vollständig gleichgültig sein. Von einer Umwanderungseinrichtung kann hier nicht gesprochen werden, da sich die „Krone" nicht auseinanderspreizt, sondern als Scheide das Gynostemium umgibt. Die Bewegungen aber haben nur Vorteile in einer Blüte mit Umwanderungseinrichtung, einem „apparecchio perambulatorio" (Delpino).

Viele Formen zeichnen sich durch eine sehr tiefe, glockenförmige Blumenkrone aus, die dann ein entsprechend langes Androgynophor birgt. Vermutungsweise waren es solche Arten, für die Fritz Müller in Brasilien ausschließlichen oder vorzugsweisen Kolibribesuch festgestellt hat. Honigreichtum kann dabei nicht als Zeichen des Kolibribesuches gelten, da eine Art in F. Müllers Garten in Itajahy in Südbrasilien, die sehr fleißig von Kolibris besucht wurde, gar keinen Honig enthielt und geruchlos war. Er spricht die Vermutung aus, daß die Kolibris vorzüglich den kleinen Insekten, die sich häufig in die Blüte verirren, nachjagen. Leider hat F. Müller die beobachteten Pflanzen nicht bestimmt.

Alle diese Arten mit glockenförmiger Krone verstäuben ebenfalls in extrorser Antherenstellung. Es mag das hier wie dort vorteilhaft sein, daß es aber notwendig ist, müßte erst nachgewiesen werden und ist wenig wahrscheinlich; zu einer auf Umwanderung beruhenden Bestäubung steht die Erscheinung hier nicht in Beziehung, da der Blütenbau eine solche nicht zuläßt.

Nach des Verf. Ansicht liegt bei diesen Stellungsänderungen ein in der Blütenorganisation, die ja hier eine kolossale Breitenentwicklung aufzuweisen hat, begründeter Entfaltungsmodus vor, der in verschiedener Weise ausgenützt wird, teils mit mehr, teils mit weniger Vorteil, je nach den „Bezügen", die ihn mit der Umwelt, den Bestäubern, verbinden. Bei Passiflora alata scheinen die Bewegungen keinerlei Bedeutung zu haben. Bei den Formen mit glockenförmiger Krone mag ein Nutzen damit verbunden sein, es müßte das aber erst überzeugend dargetan werden. Dort, wo das obere Filamentende die beschriebene Modifikation

zeigt (was nicht überall der Fall zu sein scheint), kann diese im Verein mit der Konnektivkrümmung zu einer schrägen Stellung der Anthere führen, die vorteilhaft sein kann, wenn ein „apparecchio perambulatorio" vorliegt, wie bei Passiflora coerulea oder unserem Bastard, und dann als hochwertige „Anpassung" erscheint. In Wirklichkeit richten die Insecten ihr Verhalten nach dem vorliegenden Blütenbau ein.

Anschließend soll

Nigella arvensis L.

besprochen werden wegen der Ähnlichkeit ihrer Blüteneinrichtung mit der von *Passiflora coerulea*. Die Blüte ist zwar protandrisch, jedoch sind die beiden Phasen nicht scharf voneinander getrennt. Das weibliche Stadium fällt noch zum Teil in das männliche hinein.

Die Perianthblätter bewegen sich bei der Entfaltung der Blüte weit nach auswärts. Ihnen folgen in akropetaler Reihenfolge die Staubblätter unter Verlängerung, sie stehen in der Knospe aufrecht, an das Gynaeceum angeschmiegt. Dieses besteht aus fünf Fruchtblättern, die in einen, in der Knospe kurzen, später sich stark verlängernden Griffel auslaufen. Dieses Wachstum ist neben einem allgemeinen Streckungswachstum vorzugsweise ein epinastisches. Licht und Schwerkraft haben darauf, wie auch auf die Filamentbewegung, keinen Einfluß. Während seines Ablaufes bewegen sich die Griffeläste nach außen und, da sich in ihren oberen Teilen mit einer allgemeinen Asymmetrie ein stark schräger Zellverlauf in der Epidermis (Fig. 31 *III*) verbindet, so werden die Griffel dort schraubenförmig gedreht. Nach einiger Zeit kommt das epinastische Wachstum zum Stillstand, worauf ein hyponastisches einsetzt, das antagonastisch wirkend, die Torsion rückgängig macht und den Griffel wieder gerade streckt (Fig. 31 *I* u. *II*).

Das epinastische Filamentwachstum ist nichts anderes als eine Fortsetzung des Blütenentfaltungsvorganges, der mit dem epinastischen Wachstum der Perianthblätter beginnt und akropetal fortschreitet. Ebenso dürfte das epinastische Wachstum des Griffels damit zusammenhängen, daß zunächst alle Blütenorgane im Wachstum der Oberseite gefördert sind. Daß es von einem hyponastischen abgelöst wird, ist eine Erscheinung, die uns auch bei Sproß- und Blattnutationen entgegentritt und die nichts Auffälliges in sich birgt. Die Torsion ist eine auf dem asymmetrischen Griffelbau beruhende Begleiterscheinung.

Bisher war Nigella ebenso wie Passiflora einer kausalen Betrachtung bezüglich der in ihren Blüten auftretenden Bewegungserscheinungen noch nicht unterzogen worden. Vielmehr hat man sich nur mit der einseitigen teleologischen Einstellung ihnen genähert.

Schon Linné hat sich damit beschäftigt. Die ersten eingehenden Angaben aber finden sich bei Medicus (30). Er deutet wie bei Passiflora die Griffelbewegung als der „Neigung der Pflanze sich zu befruchten“ entspringend und sieht darin ein "deutliches Sehnen nach der Begattung“, einen „Kunsttrieb“, wie er sich ausdrückt, worunter er einen Instinkt verstanden wissen will — ein interessanter Fall des naiven Anthropomorphismus, der seinen Gipfel in folgender Bemerkung über Nigella orientalis erreicht: „Die Pistille neigen sich so tief herab und scheinen zu verschämt, der Befruchtung mit so großer Begierde nachzuschleichen wie die beiden anderen Arten“ (nämlich Nigella arvensis und damascena). Sprengel (38) hat dann wie bei Passiflora so auch hier die Dichoganie entdeckt und den Blütenbau in seiner Beziehung zur Bestäubung, die durch Immen vollzogen wird, erkannt. An seinen Ansichten hat sich seither nichts mehr geändert. Darnach besitzen die allein genauer bekannten Blüten von N. arvensis und damascena eine Umwanderungseinrichtung. Im männlichen Stadium sind die Griffel noch kurz. Die Staubblätter entleeren, während sie noch mehr oder weniger aufrecht stehen, ihren Pollen aus dem etwas der Unterseite des Filamentes genäherten Antheren, was für die nototribe Pollenübertragung sehr günstig ist. Ebenso ist zweifellos das nacheinander erfolgende Reifen der Staubblätter vorteilhaft für die Pflanzen, zumal die Blüte nicht den mindesten Regenschutz genießt: die einmal geöffnete aufrecht stehende Blüte schließt sich bei Regen nicht.

Im weiblichen Stadium haben sich die Griffel ungefähr bis in Antherenhöhe zurückgekrümmt, in die hier wie bei Passiflora ringförmige „area d'impollinazione“, und bieten nun ihre Narbe an derselben Stelle dar, wo sich die Antheren öffneten. Die Griffeltorsion hat dabei sicher eine nicht zu unterschätzende Bedeutung; denn durch sie wird die ursprünglich mit der Verwachsungslinie der Karpellränder zusammenfallende, also auf der Oberseite des Griffels befindliche Narbe teilweise nach unten gewendet und so in eine für die nototribe Pollenübertragung günstige Lage gebracht.

Wenn man so nur diese beiden Spezies und eine Reihe anderer mit im wesentlichen derselben Blüteneinrichtung (wie N. tuberculata Griseb., N. sativa L.. N. intermedia Coss., N. hispanica L., N. Gallica Jord., N. aristata Sibth., N. divaricata D. C., N. bethynica Azn., wovon verschiedene wohl nur Varietäten von N. arvensis und damascena sind) berücksichtigt, so erhält man den Eindruck, als liege in den Bewegungserscheinungen eine ziemlich komplizierte Anpassung vor. Durchmustert man aber eine größere Anzahl von Vertretern des Genus,

so kommt man zu einem anderen Resultat. Zunächst zeigt sich, daß eine Griffeltorsion durchaus nicht die Regel ist, wohl aber die Nutation des Griffels, so z. B. N. ciliaris D. C., N. fumariaefolia Kotsch., N. orientalis L., N. oxypetala Boiss., u. a. Die Stärke der Nutation kann wieder verschiedene Grade aufweisen: von kaum nennenswerter Krümmung bei N. fumariaefolia Kotsch. führen Übergänge über N. oxypetala Boiss. zu N. orientalis L., deren Griffel sich schwanhalsartig weit zurückbiegt, aber ohne Torsion (Fig. 47 *I*). Letztere Art hat ein dermaßen hohes Gynaeceum und so kurze Staubblätter, daß ein Einrücken des Griffels in die Stellung der Antheren unmöglich ist, es mithin nicht zur Ausbildung einer eigentlichen „area d'impollinazione" kommt.

Bei N. fumariaefolia Kotsch., wo die Narbe auf nur kurzem Griffel sitzt, bleibt diese während der ganzen Blütezeit nach oben gewendet wegen der nur geringen Überkrümmung des Griffels. Anders bei N. oxypetala Boiss.; hier erleichtert die mehr horizontale Orientierung es der Krümmung des Griffels die Narbe in die Ebene der Antheren zu bringen (Fig. 32 *II* u. *III*). Bei dieser Art aber haben wir es offenbar nicht mit einer Umwanderungseinrichtung zu tun; aller Wahrscheinlichkeit nach wird die Blüte in ihrer ganzen Ausdehnung von den Insekten überkrochen und dabei die Bestäubung bewerkstelligt. Es ist aber unter diesen Umständen ein Nutzen der starken Überkrümmung des Griffelendes nicht einzusehen, wenigstens nicht für die Fremdbestäubung

Bei Nigella orientalis dagegen liegt sicher eine ausgesprochene Umwanderungseinrichtung vor. Trotzdem Selbstbestäubung nicht erfolgen kann, setzt die Pflanze doch reichlich an, was beweist, daß für die Bestäubung die Griffeltorsion und Nutation bis in Antherenhöhe nicht wesentlich ist und daß es auch ohne sie geht. Das zeigt ja auch N. fumariaefolia Kotsch., vielleicht noch besser als die vorige Art, da sie fast völlig mit N. arvensis L. im Blütenbau übereinstimmt, also auch einen „apparecchio perambulatorio" repräsentiert; es geht aber bei ihr ohne nennenswerte Nutation und Torsion des Griffels.

Lag in L. orientalis L. ein Beispiel einer Art mit extrem hohen Karpellen vor, so haben wir in N. integrifolia Bgl. genau das Gegenteil: ein kleines Gynaeceum mit ganz kurzen Griffeln, das von den zahlreichen Staubblättern um ein Bedeutendes überragt wird und ganz in diesen geborgen ist. Es liegt kein triftiger Grund vor anzunehmen, daß diese Blüte, die ja etwa der eines Ranunculus entspricht, schlechter funktioniert, als die komplizierteren ihrer Gattungsgenossen.

Nun spielt bei Nigella zweifellos die Selbstbestäubung eine große Rolle (Knuth (25), H. Müller (32), Kirchner (24)); und zwar vor-

züglich bei den Arten, bei denen Narben und Antheren in ihrer Stellung sich gegenseitig ablösen. Das ist bei N. arvensis und damascena und den anderen oben angeführten Arten gleichen Blütenbaues der Fall, weiter dürfte hierher N. oxypetala Boiss. gehören, bei der durch die starke Überkrümmung des Griffelendes Selbstbestäubung ermöglicht wird. Bei N. fumariaefolia Kotsch. und N. orientalis L. ist sie, wie schon erwähnt, ausgeschlossen. Trotzdem setzen diese Spezies recht reichlich an; die Annahme einer wesentlichen Benachteiligung dieser Arten gegenüber solchen mit Selbstbestäubungsmöglichkeit erschiene dem Verf. gezwungen. Jedenfalls müßte sie erst nachgewiesen werden. Dieser Nachweis würde aber nichts ändern an der Auffassung, daß es sich bei den Arten mit Selbstbestäubungsmöglichkeit um die Ausnützung eines anderweitig bedingten Bewegungsvorganges handelt.

Dasselbe gilt von den gesamten Bewegungserscheinungen in den Nigellablüten, speziell von den auffallend „zweckmäßigen" bei den beiden vorangestellten Arten. Wie aus den angeführten Beispielen zur Genüge hervorgehen dürfte, hat das Grundschema des Blütenbaues bei Nigella je nach der Stärke der Ausbildung der einzelnen Teile eine Reihe von Formverhältnissen geliefert. Alle, soweit sie oben angeführt sind, sind geeignet zur Herbeiführung der Bestäubung. Daß aber in dieser immerhin reichen Auswahl auch Fälle vorkommen, die als auffallende Anpassungen erscheinen, ist leicht verständlich. Übrigens sind das gerade die Arten, deren Staubblätter, Fruchtblätter und Griffel einen mittleren Stärkegrad der Ausbildung erreichen; bei den Extremen nach der einen oder anderen Richtung, N. integrifolia Bgl. und N. orientalis L. ist das nicht der Fall.

Die Auffassung dieser Verhältnisse als Ausnützungen von Gestaltungen und Bewegungserscheinungen, die der Ausfluß eines in den Gattungscharakteren begründeten „Gestaltungstriebes" sind, lag so lange ferne, als eine einseitig teleologisch orientierte Naturaffassung nur denjenigen Naturobjekten eine eingehendere Beachtung schenkte, die sich gut teleologisch ausdeuten ließen — eine Erscheinung, die sich auch in der Geschichte der Morphologie zeigt.

Damit darf auch eine darwinistische Erklärung der Griffelnutation als widerlegt bezeichnet werden, ebenso die der Torsionen und der Staubblattbewegung. Diese letztere ist nur vorteilhaft als ganze, kleine Stellungsänderungen wären gänzlich belanglos. Das gilt auch für die Griffelbewegungen. Hier widerlegt die Existenz von Formen, in deren Blüte keine Nutationen und Torsionen des Griffels auftreten, sowie die Existenz von Übergangsbildungen, direkt eine selektionistische Deutung.

Merkwürdige Bewegungen führen Staubblätter und Griffel der Arten der Verbenaceengattung Clerodendron aus. Untersucht wurde

Clerodendron Thomsoniae Bal.

Die Blüten der Pflanze sind stark dorsiventral (Fig. 48), was sich im Antroeceum besonders darin ausdrückt, daß das untere Staubblatt unterdrückt ist (es ist auch entwicklungsgeschichtlich nicht mehr nachzuweisen). Die Staubblätter liegen nach oben eingebogen in der Knospe Beim Entfalten der Blüte wachsen sie stark in die Länge und strecken sich aus der schwach-spiraligen Knospenlage heraus gerade. So ragen sie in der Umgebung der virtuellen Blütenachse aus der Blüte hervor und öffnen ihre Antheren. Sodann krümmen sie sich weiter zurück; dabei rollen sie sich so stark spiralig auf, daß sie als wenig auffällige Gebilde unter den Blüteneingang zu liegen kommen. Die Torsionen erfolgen sehr häufig unter ein- oder zweimaligem Richtungswechsel, wie die Umkehrpunkte an den Filamentspiralen erkennen lassen. Auch kommt zuweilen symmetrische Einrollung der Filamente vor. Während der Phase der Pollentleerung ist der Griffel vor dem Blüteneingang rechtwinklig nach abwärts gekrümmt. Er bewegt sich dann aber wieder aufwärts, bis er in die vorher von den Staubblättern eingenommene Lage kommt. Hier entfaltet er seine zweiästige Narbe ungefähr an der Stelle, wo die Antheren verstäubten (Fig. 33).

Wie die diesbezüglichen Versuche ergaben, verlaufen diese sonderbaren Bewegungen vollständig autonom. Es handelt sich um epi- und hyponastische Krümmungen, die sonst gewöhnlich leicht zu durchschauende Strukturgrundlagen haben. Dies ist hier, wenigstens was die Filamente anlangt, nicht der Fall. Diese sind dorsiventral, aber nicht etwa asymmetrisch. Auch ist von einem schiefen Zellverlauf nichts zu erkennen, weder in der Epidermis noch in tieferen Schichten. Es muß also die Ursache der Torsion tiefer liegen, in einem asymmetrischen bezw. spiraligen Bau der Zellwand und damit des Protoplasten, da die Membran ein Protoplasmaprodukt ist.

Für die Zellwand wurde der Nachweis einer derartigen Struktur mittels der Untersuchung im polarisierten Licht zu erbringen gesucht. Leider wurde aber diese Methode infolge der Feinheit der Membranen als unbrauchbar erkannt.

Dagegen deutet eine andere Erscheinung auf eine Erklärung in der angedeuteten Richtung. Läßt man nämlich gestreckte Staubblätter austrocknen, so tordieren sie sich um ihre eigene Achse, was ja nicht verwunderlich ist, da keine einseitige Verlängerung oder Verkürzung

statthat. Diese Erscheinung macht es außerordentlich wahrscheinlich, daß die Ursache der Filamenttordierungen in den Membranen bezw. den Protoplasten begründet ist. Man hat sich dann vorzustellen, daß das Membranwachstum der einzelnen Zellen in schräger Richtung erfolgt, so daß es summiert zu einer Drehung des Filamentes um seine Achse während des Längenwachstums führt. Die oben erwähnte Epinastie bedingt dann auf Grund dieser Torsion die korkzieherartige Einrollung des ganzen Filamentes. Das epinastische Wachstum sowohl von Staubblättern als Griffel ist aus der allgemeinen Förderung der oberen Blütenhälfte leicht verständlich. Der Griffel ist bilateral gebaut, seine durch die Leitbündel gehende, in den größeren Durchmesser fallende Mediane liegt in der Symmetrieebene der Blüte, in der auch seine Bewegung erfolgt, sowohl die Zurückkrümmung wie die Aufwärtskrümmung. Das Auftreten einer solchen antagonistischen Bewegung ist schon vom Nigellagriffel erwähnt worden, wo darauf hingewiesen wurde, daß diese Erscheinung auch anderweitig auftritt.

Damit ist das kausale Verständnis für diese Bewegungsvorgänge wenigstens angebahnt und es erübrigt sich, noch auf ihre teleologische Deutung einzugehen. Dazu wäre die Kenntnis der Bestäuber notwendig. Leider aber kann Verf. darüber keine Mitteilungen finden, was ja für die meisten Tropenpflanzen der Fall ist. Asa Gray (13, p. 221) hat die Bestäubungseinrichtung kurz beschrieben, aber er macht keine Angaben über die Bestäuber. Man wird indes Knuth (25) zustimmen können, wenn er sagt, die Blüte mache den Eindruck einer ausgezeichneten Tagschwärmerblume. Tagschwärmer etwa vom Typ der Macroglossa als Bestäuber vorausgesetzt, eignet sich die Blüte natürlich vortrefflich für eine durch diese ausgeführte sternotribe Pollenübertragung, der graziöse Blütenbau würde einen ebenso graziösen Bestäubungsvorgang ermöglichen.

Was das Zurückrümmen der Staubblätter anlangt, so wird dadurch die Narbe vollständig freigelegt. Daß damit aber ein entschiedener Vorteil verbunden ist, ist wenig wahrscheinlich. Verf. möchte sich dahin äußern, daß es auch ohne dies ganz gut ginge. Sicher gleichgültig, wenigstens soweit man bis jetzt sehen kann, ist aber die Griffelnutation Der Griffel wächst erst nach der Antherenreife zu seiner definitiven Länge heran, würde also, was eventuell geltend gemacht werden könnte, bei der Pollenentnahme keineswegs hinderlich sein, ganz abgesehen von seiner Zartheit, die eine solche Ausdeutung ohne weiteres hinfällig macht.

Bei der extremen Dichogamie der Blüte ist an eine Selbstbestäubung nicht zu denken. Ob eine solche aber möglich wäre, falls

kein Platzwechsel von Staubblättern und Griffeln einträte, muß dahingestellt bleiben. Eine Zufälligkeit wäre ihr Eintreten jedenfalls. Übrigens ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Blüten selbststeril sind, sehr groß.

Das Ergebnis der teleologischen Betrachtung ist also ein recht dürftiges und es ist klar, daß es sich bei dem Bestäubungsvogang um die Ausnützung der mittleren bezw. Endphase eines Entfaltungsvorganges handelt, der einerseits die Staublätter aus der gerollten Knospenlage heraus geradestreckt (wobei sie in die Verlängerung der Kronröhre zu stehen kommen und so verstäuben) und in seiner Fortsetzung unter korkzieherartiger Einrollung noch weiter abwärts bewegt, bis das Längenwachstum erlischt; der andererseits den Griffel nach vorheriger epinastischer Krümmung durch antagonistisches hyponastisches Wachstum wieder nach oben bewegt in eine Stellung, in der er seine Narbe in der „area d'impollinazione" entfaltet und schließlich vertrocknet.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Clerodendron fallax Lindl. Die Staubblattorsionen sind jedoch hier schwächer ausgeprägt als bei voriger Art, auch manchmal nicht nachzuweisen.

Wegen des sehr ähnlichen Verhaltens soll hier noch die Labiate Plectranthus fruticosus angeschlossen werden. Der Vorgang der Entfaltung des Androeceums ist hier derselbe wie bei Clerodondron und ist auch autonomer Natur; es treten aber keine Torsionen auf. Der Griffel führt vor der Narbenentfaltung, die vor dem Blüteneingang (wie bei Cloredondron) erfolgt, keine Nutation aus. Er wächst gerade aus der Blüte hervor, krümmt sich aber an seiner Spitze bogig aufwärts, was auf negativ-geotropische Reizbarkeit seines oberen Abschnittes zurückgeht, eine Eigenschaft, die er mit dem Griffel von Coleus und einer Reihe anderer Pflanzen (Cobaea, Monochaetum, verschiedener Liliaceen u. a.) teilt. Über die Telcologie sei für das Androeceum auf das bei Clerodendron Gesagte verwiesen, die Antheren öffnen sich auch hier vor dem Blüteneingang; der Griffelkrümmung kommt wohl keine Bedeutung zu. Die Bestäubung wird wahrscheinlich von Apiden vollzogen.

Abschliesend sollen noch die Filamenttorsionen bei Cruciferen und die postmortalen Antherendrehungen bei Erythraea Centarium betrachtet werden.

Cruciferen.

Bei einer Reihe von Arten der Familie der Cruciferen vollführen die inneren längeren Staubblätter Drehungen von verschiedener Stärke bis zu 180°, also zur extrorsen Stellung. Ihnen hat neben den anderen Merkmalen der Cruciferenblüte A. Günthart (14) eine Betrachtung

gewidmet. Sie finden im oberen Teil des Filamentes statt, und zwar unterscheidet Günthart Drehungen, die schon in der Knospe erfolgen, sogenannte primäre, und solche, die erst nach dem Aufblühen einsetzen, sogenannte sekundäre. Für letztere gibt er keine kausale Erklärung; die erstere aber führt er auf die Raumverhältnisse innerhalb der Blütenknospe zurück.

Indem nämlich die beiden kürzeren Staubblätter bei einer Reihe von Arten den längeren gegenüber im Wachstum stark zurück sind, entsteht über ihnen in der Knospe ein Hohlraum, in den hinein die längeren ausweichen sollen, um dabei eine Drehung zu erfahren. Wahrscheinlich denkt sich Günthart die sekundäre Drehung dann als Fortsetzung zur primären, nach seiner Ansicht den Filamenten durch die Raumverhältnisse in der Knospe aufgezwungen. Es liegt nichts näher als bei entspreckenden Arten Kelch- und Blumenblätter an noch jungen Knospen, in denen noch keine Staubblattdrehungen eingetreten sind, zu entfernen, um zu sehen, ob nun die Torsionen unterbleiben, was der Fall sein muß, wenn die Günthartsche Theorie richtig ist.

Das wurde an zwei Arten, deren Staubblattorsionen 45° bezw. 90° betragen, ausgeführt: an Alyssum saxatile und an Erysimum Perowskyanum F. et. M. Das Ergebnis war in beiden Fällen (wie Verf. von vornherein nicht zweifelhaft war) ein negatives im Günthartschen Sinn, die Torsionen erfolgten ebenso, als wenn Kelch- und Blumenblätter belassen worden wären. Damit ist die Günthartsche Auffassung widerlegt und es ist eine den Verhältnissen gerechtwerdende kausale Erklärung der Torsion zu geben auf Grund von anatomischen Strukturen, was für Erysimum Perowskyanum wegen der Größe seiner Filamente geschehen soll.

Es zeigt sich, daß die lateralen kürzeren Staubblätter, die keine Torsion ausführen, einen symmetrischen, dorsiventralen Querschnitt haben (Fig. 34 *III*), während die sich drehenden längeren asymmetrisch sind, und wenn auch nicht sehr deutlich, eine Plus- und Minusseite im oberen Filamentabschnitt erkennen lassen (Fig. 34 *II*). Die geförderten Seiten liegen alle nach außen (Fig. 34 *I*). Durch stärkeres Wachstum derselben in Verbindung mit dem asymmetrischen Gesamtbau des Filamentes werden die Staubblätter alle in gleicher Weise gedreht, so daß ihre Antheren ihre Breitseite den Antheren der kürzeren Filamente zuwenden.

Im vorliegenden Fall ist die Drehung für eine möglichst reichliche Pollenentnahme entschieden geeignet. Der Nektar wird nämlich hauptsächlich zu beiden Seiten der kürzeren Staubblätter abgeschieden.

Wenn also das Insekt direkt zu ihm vordringt, so muß es den Rüssel zwischen den drei Staubblättern einführen, die einander ihre Breitseite zuwenden, sich also reichlich mit Pollen beladen. Es ist das eine deutliche Anpassung im Sinne einer Ausnützung. Denn daß zum Zustandekommen der Bestäubung die Filamenttorsion nicht notwendig ist, zeigen diejenigen zahlreichen Cruciferen, die sie nicht besitzen, bei denen „es aber dennoch geht". Weiterhin existieren Fälle mit einer Drehung von nur 45°, aber auch von 135°, ja sogar 180°, womit für jeden Fall eine sicher nicht sehr vorteilhafte extrorse Antherenstellung erreicht ist. Außerdem zeigen sich in den einzelnen Blüten große Unregelmäßigkeiten in diesen Verhältnissen. Die eben entwickelte Reihe nun wirft Licht auf die Deutung des behandelten Falles und erhärtet die oben ausgesprochene Auffassung, daß es sich auch hier nur um die Ausnützung eines Filamententfaltungsvorganges handeln kann.

Erythraea Centaurium.

Die Antheren dieser Pflanze drehen sich beim Aufspringen schraubenartig. Die Drehungen sind offenbar postmortal und hygroskopisch, beim Befeuchten werden sie rückgängig gemacht.

Bei der Frage, in welchem Gewebe sich die Torsionen abspielen, war in erster Linie an das Konnektiv zu denken. Es wurden von ihm die beiden Antheren vorsichtig abpräpariert. Nach dem Austrocknen zeigte sich nun am Konnektiv keinerlei Drehung, es schrumpfte unregelmäßig zusammen. Trennte man dagegen eine einzelne Antherenvalve ab, so drehte sie sich spiralig. Die Untersuchung ergab folgendes: Die Epidermis zeigt keinerlei Besonderheit. Dagegen besteht das Endothecium aus vier nebeneinander liegenden Abschnitten von jeweils verschiedenen Zellen (Fig. 35). Der äußerste setzt sich aus Zellen kollenchymatischer Natur zusammen, die nur in den Kanten verdickt sind: sie mögen nach Goebels bei Ricinus verwendeter Nomenklatur (11, p. 339) „Schwachzellen" genannt werden. Sie gehen über in die Zellen des zweiten Abschnittes, die dem entsprechen, was Goebel bei Ricinus „Starkzellen" nennt. Aus ihnen geht durch Reduktion der verdickten Membranstellen ein weiterer Typus hervor, den Verf. den der „Netzzellen" nennen möchte und der im dritten Streifen gegen das Konnektiv zu lokalisiert ist. Dieser wieder ist durch Übergänge, an denen die Anastomosen der Verdickungsleisten immermehr schwinden, mit den Zellen des innersten Abschnittes, den „Spiralzellen", verbunden.

Präpariert man diese einzelnen Gewebestreifen frei und läßt sie austrocknen, so tordieren sich nur die Streifen, die Spiralzellen enthalten.

Da jeder der Streifen außer den Endothecium auch noch die Epidermis besitzt, diese aber überall gleich ausgebildet ist, während die Endotheciumzellen verschieden sind, so geht die Torsion jedenfalls auf die Spiralzellen zurück.

Mazeriert man solche Antherenklappen und verfolgt des Verhalten der einzelnen Zellen beim Austrocknen unter dem Mikroskop, so kann man an den Spiralzellen häufig eine freilich schwache Drehung beim Schrumpfen beobachten, nicht bei den übrigen.

Damit ist die innerste, konnektivnahe Endotheciumschicht als Sitz der Torsion nachgewiesen. Durch sie werden alle übrigen Zellschichten mit in die Bewegung hineingezogen, deren Zellen übrigens in der Aufsicht keine Volumverringerung beim Austrocknen erkennen lassen, wie dies bei den Spiralzellen der Fall ist (Längsversteifungen!).

Was die teleologische Deutung betrifft, scheint H. Müller (32) „die schraubenförmige Drehung der Staubgefäße (geradeso wie die schraubenförmige Drehung der Narbe bei mehreren, dem Schmetterlingsbesuche angepaßten Silenen) eine Anpassung zu sein, welche die Berührung durch den dünnen Rüssel eines an der Blüte saugenden Schmetterlings sichert". Daß man hierin mit Goebel (11, p. 226) nur den „Ausdruck einer ausschließlich teleologischen Naturauffassung" sehen kann, für die nichts in der Natur, auch nicht die geringste Struktur, nicht das kleinste Tüpfelchen im Bau des Holzes nutzlos ist, ist doch ziemlich klar. Warum sollte es hier wie bei so vielen anderen Pflanzen nicht ohne Drehung geradeso gehen? Es liegt bis heute kein Grund vor, hierin eine Anpassung zu sehen.

Bei knapper

Zusammenfassung

obiger Ausführungen ergibt sich abschließend folgendes:

1. Es kommen autonome und induzierte Staubblatt- und Griffelbewegungen vor und das selbst innerhalb einer Familie (Ruta, Dictamnus) und vielleicht auch innerhalb einer Gattung (Lopezia coronata und racemosa). In Amaryllis formosissima können die Bewegungen je nach den Bedingungen autonom oder induziert verlaufen, wobei das autonome Moment auf die Symmetrienverhältnisse der Blüte zurückgeht. Mit der Blütendorsiventralität hängen auch die autonomen Bewegungen der Staubblätter und des Griffels von Clerodendron Thomsoniae zusammen.

Von induzierenden Faktoren kommen Licht und Schwerkraft in Betracht; letztere hat bei weitem die größte Bedeutung (Dictamnus, Aesculus, Melastomaceen, Epilobium angustifolium, Lopezia coronata,

verschiedene Liliaceen, Cobaea scandens). Vom Licht scheinen die Parnassiafilamentbewegungen induziert zu sein. Bei Lilium Martagon überwiegt gewöhnlich die Geoinduktion, bei einseitiger Beleuchtung das Licht.

Die Bewegungserscheinungen bei Ruta, Barosma, Coleonema, ferner bei Gloriosa und Lopezia coronata (Konnektivtorsion) sind autonom nnd lassen durchgehend enge Beziehungen zu den Symmetrieverhältnissen der Organe, an denen sie auftreten, erkennen, insofern bei symmetrischen Krümmungen eine symmetrische, bei asymmetrischen Krümmungen dagegen eine asymmetrische Anisotrophie vorliegt. Schräger Verlauf der epidermalen Zellreihen kann dazu treten (Barosma- und Nigellagriffel, Lopezia coronata).

Torsionen können aber auch an symmetrisch anisotrophen, also dorsiventralen Filamenten auftreten, wenn sie am tragenden Organ so orientiert sind, daß die Schwerkraft die eine Symmetriehälfte stärker im Wachstum fördert als die andere (Monochaetum, Cobaea u. a.).

Bei *Clerodendron Thomsoniae* liegt den Filamenttorsionen allem Anschein nach ein asymmetrischer (spiraliger) Bau der Zellmembranen bzw. des Protoplasten zugrunde, was asymmetrisches Wachstum zur Folge hat.

2. Eine phylogenetische Erklärung der untersuchten Bewegungen im darwinistischen Sinne *ließ sich in keinem Falle durchführen.* Wohl aber wäre es denkbar, daß der „Kampf ums Dasein“ solche Arten verschonte, welche die Bewegungen besaßen (aus inneren Gründen bzw. durch Induktion), während andere infolge Mangels derselben ausgemerzt wurden, wenn sich zeigen ließe, daß die Bewegungen für das Zustandekommen der Bestäubung *notwendig* sind. Diese Notwendigkeit ergab sich nun für Monochaetum hirtum in dem Sinne, daß durch die Aufkrümmungen der Filamente erst die Pollenentleerung ermöglicht wird. Was aber die Beziehungen der Stellungsänderungen der Staubblätter und des Griffels dieser Pflanze zur Bestäubung betrifft, so konnte für sie wie in allen anderen Fällen eine Notwendigkeit sich nicht überzeugend nachweisen lassen. Der Wahrscheinlichkeit, daß die meisten der besprochenen Stellungsänderungen von mehr oder weniger bedeutendem Vorteil für eine sichere Bestäubung sind, steht die gewonnene Überzeugung: „Es geht so, es ginge aber auch anders“ nicht im Wege.

Die kausale Betrachtung lehrt, daß es sich um Entfaltungsvorgänge an Staubblättern und Griffeln handelt, in die hinein bzw. an deren Ende die Antheren- und Narbenreife fällt. Wenn die dabei von

den tragenden Organen eingenommenen Stellungen vielfach vorteilhaft sind, so haben sie doch nicht den „Zweck", Antheren und Narbe in bestimmter Weise zu orientieren, wie schon daraus hervorgeht, daß die Bewegungen sich da und dort über die Antheren- und Narbenreife hinaus fortsetzen (Nigellagriffel, Clerodendronstaubblätter, Rutafilamente, Erythraeaantheren) und daß Filamente und Griffel gewissermaßen „Umwege" machen, wo sie die Reifestellung direkt erreichen könnten (Ruta Barosma, Coleonema). Man muß also von der Ausnützung einer bestimmten Phase des Entfaltungsvorganges sprechen. Wenn auch die Frage, ob vielleicht den Krümmungen als solchen „eine Bedeutung bei der Regulierung des Stoffwechsels" (11) zukommt, offengelassen werden muß, so kann doch nirgends von einer aktiven Anpassung seitens der Pflanze die Rede sein. Wo dies oberflächlich so aussieht, wie in besonders hohem Grade bei Passiflora coerulea und Nigella arvensis, erscheinen die frappanten teleologischen „Bezüge" in einem ganz anderen Licht, wenn man die Pflanzen mit Beziehung auf ihre Gattungsgenossen betrachtet. Man kommt dann, wie überall bei der vorliegenden Untersuchung, zu dem Resultat, daß die Natur auch in den Blüten sich ungebunden in Formen und damit zusammenhängenden Bewegungen auswirkt, ohne Rücksicht auf „Ziel und Zweck", daß aber die Ergebnisse dieses „Gestaltungsgetriebes" oder „Formenspieles" (wenn man will) einer weitgehenden „Ausnützung" unterliegen, so daß man auch hier mit Goethe sagen kann: „Ich sehe, man mag in die Natur eindringen, von welcher Seite man wolle, man kommt immer auf einige Weisheit." (Gespräche mit Eckermann III, 1827.)

Die vorliegende Arbeit entstand in der Zeit vom Juni 1920 bis Juni 1921 im Botanischen Institut der Universität München unter Leitung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. von Goebel. Der experimentelle Teil der Untersuchungen wurde vorwiegend in den Frühlings- und Sommermonaten ausgeführt, während der anatomische Teil sich in den Wintermonaten an Alkoholmaterial erledigen ließ.

Es sei mir nun vor allem gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, dessen persönlicher Einfluß sich weit über den Rahmen dieser Arbeit hinaus auf meine ganze Stellung zur Natur erstreckte, für die ständige Anteilnahme am Fortschritt meiner Arbeit und die zahlreichen praktischen Winke bei der Ausführung der einzelnen Untersuchungen den schuldigen Dank auszusprechen. Zu großem Danke bin ich ferner Herrn Geheimrat von Kirchner ver-

pflichtet für bereitwillige Überlassung von Beobachtungsnotizen und einiger entlegener Literatur.

München, den 3. Juni 1921.

Botanisches Institut.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Behrens, W., Der Bestäubungsmechanismus bei der Gattung Cobaea. Flora 1880.
2) Beyer, H., Die spontanen Bewegungen der Staubgefäße und Stempel. Wehlau 1888.
3) Bonnet, C., Usage des feuilles. Übersetzung von C. F. Boeckh. Ulm 1803.
4) Carlet, G., Sur le movement des étamines dans les Ruta. Comptes rendus de l'academie franç. Vol. LXXVII, 1873.
5) Chodat, R, La floraison du Lilium Martagon. Bull. de la Société Botanique de Genève. Vol. XI, 1919.
6) Comes, O., Studii sulla impollinazione in alcune piante. Napoli 1874.
7) Delpino, F., Sugli apparecchi della fecondatione nelle piante autocarpe. Firenze 1867.
8) Ders., Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale Atti d. Soc. ital. di scienze naturale. Milano 1873 und 1874.
9) Dufour, I., Sur l'influence de la gravitation sur le mouvement des quelques organes florissants. Arch. des sciens. phys. et nat. 14. III. 1885.
10) Francé, R. H., Die gamotropen Bewegungen von Parnassia palustris. Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre. 1909.
11) Goebel, K, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und ihre teleologische Deutung. Jena 1920.
12) Ders., Organographie der Pflanzen: I. Allgemeine Organographie. 2. Aufl. Jena 1913.
13) Gray, Asa, Structural Botany. London 1885.
14) Günthart A., Prinzipien der physikalischen Blütenbiologie. Jena 1910.
15) Hansgirg, A., Phytodynamische Untersuchungen. Prag 1889.
16) Ders., Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893.
17) Hildebrand, F., Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Leipzig 1867.
18) Ders., Über die Vorrichtungen an einigen Blüten zur Befruchtung durch Insektenhilfe. Botan. Zeitung 1866.
19) Ders., F. Delpinos Beobachtungen über die Bestäubungsvorrichtungen bei den Phanerogamen mit Ergänzungen. Botan. Zeitung 1867.
20) Ders., Weitere Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse an Blüten. Botan. Zeitung 1869.
21) Ders., F. Delpinos weitere Beobachtungen über die Dichogamie im Pflanzenreich mit Ergänzungen. Botan. Zeitung 1870.
22) Kabsch, W., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane. Botan. Zeitung 1861.
23) Kerner, A. v., Marilaun, Pflanzenleben II. Leipzig 1888.
24) Kirchner, O., Blumen und Insekten. Leipzig und Berlin 1911.
25) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie I, II, III. Leipzig 1898.

26) Koelreuter, I. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig 1761.
27) Linné, C. v., Disquisitio de sexu plantarum. 1735.
28) Ludwig, Referat über eine briefliche Mitteilung von Fritz Müller. Justs Botan. Jahresberichte 1886, I.
29) Macchiati, L., Del movimento periodico spontaneo degli stami nella Ruta bracteosa D. C. e Smyrnium rotundifolium. Nuovo Giornale botan. ital. XII, 1880.
30) Medicus, J. K., Von der Neigung der Pflanzen sich zu begatten. Pflanzenphysiologische Abhandl. I. Leipzig 1803.
31) Müller, H., Two Kinds of stamens with different functions in the same flower. Nature, Vol. XXIV. 1881.
32) Ders., Die Befruchtung der Blumen. Leipzig 1873.
33) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie II. Leipzig 1904.
34) Piffard, B., Fertilisation of Methonica gloriosa. Journal of Botany XXI. 1883.
35) Ross, H., Blütenbiologische Beobachtungen an Cobaea macrostemma Pav. Flora 1898.
36) Scholtz, M., Die Orientierungsbewegungen des Blütenstieles von Cobaea scandens Cav. und die Blüteneinrichtung dieser Art. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, VII. 1893.
37) Scott, I., Notes on the sterility and hybridisation of certain species of Passiflora. Journal Linn. Soc. Bot. Vol. VIII. 1865.
38) Sprengel, Chr., Das entdeckte Geheimnis der Natur. Berlin 1793.
39) Treviranus, L. C., Über Dichogamie nach C. C. Sprengel und Ch. Darwin. Botan. Zeitung 1873.
40) Urban, I., Zur Biologie und Morphologie der Rutaceen. Jahrb. d. k. bot. Gartens in Berlin. Bd. II, 1883.
41) Vöchting, H., Über Zygomorphie und deren Ursachen. Pringsheims Jahrbücher, XVII.

Verzeichnis der Abbildungen.

Fig. 1. *I* Querschnitt durch ein Rutastaubblatt an dessen Basis, *II* dasselbe in der mittleren Region, ca. 60/1.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch eine im Anfang der Anthere stehende Blüte von Barosma foetidissima. *s* Kelchblatt, *c* Blumenblatt, *st* Staminodium, *d* Diskus, *b* Staubblatt, *g* Griffel.

Fig. 3. Barosma foetidissima: *I* Anfangs-, Mittel- und Endstadium der symmetrischen Griffelnutation: *II* tordierter Griffel.

Fig. 4. Barosma foetidissima, Filamentquerschnitte: *I* von der Basis, *II* aus der mittleren (sich krümmenden) Region. Leitbündel schraffiert, 70/1.

Fig. 5. Barosma foetidissima: *I* Querschnitt eines dorsiventralen, *II* eines asymmetrischen Griffels mit Bezeichnung der den einzelnen Leitbündeln zugehörenden Sektoren (s. Text!), ca. 65/1.

Fig. 6. Flächenansicht eines Teiles von einem asymmetrischen Barosmagriffel. „Zentralzylinder" schraffiert. Der mittlere Sektor ist schärfer konturiert, ca. 50/1.

Fig. 7. Coleonema album. Medianer Längsschnitt durch eine im Anfang der Anthese stehende Blüte. Die späteren Stadien der Staubblattbewegung (*II*, *III*, *IV*) punktiert; *IV* tritt nur auf, wenn die Blütenhülle entfernt wurde. Sonst Bezeichnung wie bei Fig. 3.

Fig. 8. Coleonema album. *I* Griffelquerschnitt; *II* Flächenansicht der Narbe (nach dem Pfeil mit *I* übereinstimmend zu orientieren!); *III* Endabschnitt des Griffels mit Narbe in seitlicher Ansicht.

Fig. 9. Monochaetum hirtum. *I* Junge Blütenknospen; *II* zwei Knospen kurz vor dem Aufblühen; *III* geöffnete Blüte; *IV* Knospenquerschnitt des Androeceums und Griffels: *G* Griffel, *S* episepale und *P* epipetale Staubblätter.

Fig. 10. Monochaetum ensiforme, Blüte von der Seite. L_1 Griffelstellung kurz nach der Blütenentfaltung, L_2 Folgestadium von L_1.

Fig. 11. Querschnitt durch den basalen sich tordierenden Teil eines episepalen Filamentes von Monochaetum hirtum.

Fig. 12. Monochaetum ensiforme, Blüte von vorne, *X* unterstes, nicht tordiertes, sondern symmetrisch aufgekrümmtes Staubblatt, 2/1.

Fig. 13. Zellverlauf am Rand des Filamentes von Lopezia coronata am Übergang ins Konnektiv.

Fig. 14. Schnittserie durch eine noch junge Blütenknospe von Lopezia coronata. *k* Konnektiv, *a* Anthere, *t* Staminodium, *c* Kelch, *g* Griffel, *f* Filament (am Übergang ins Konnektiv). Konnektiv noch nicht gedreht!

Fig. 15. Schnittserie durch eine blühreife Knospe von Lopezia coronata. Bezeichnung wie in Fig. 24. Konnektiv gedreht! In *V* und *VI* ist die Klinotrophie der Übergangsstelle des Filamentes ins Konnektiv deutlich zu erkennen.

Fig. 16. Cobaea scandens. Durch Entfernen der Blumenkrone und des Kelches freigelegtes Androeceum und Gynaeceum, oben von einer blühreifen Knospe, unten während der Anthese. Textfigur!

Fig. 17. Reihenfolge der Veränderung in Stellung und Krümmung eines Cobaeafilamentes von der Knospe bis zum Welken.

Fig. 18. Cobaea scandens. *I* Querschnitt durch den terminalen und *II* durch den basalen Teil des Filamentes. Holzteile der Leitbündel des „Zentralzylinders" schwarz, 30/1 und 35/1.

Fig. 19. Gloriosa superba. *I* Blüte total, *II* Querschnitt des basalen Abschnittes eines Perigonblattes mit Nektarium, *o* Oberseite, 1/1 und 9/1.

Fig. 20. Gloriosa superba. *I* Gynaeceum in Knospenstadium (Perigon und Androeceum entfernt); *II* Gynaeceum während der Anthese, 1/1 und 5/2.

Fig. 21. Querschnitt durch das ausgebildete Gynaeceum von Gloriosa superba.

Fig. 22. Querschnitt durch den sich krümmenden Abschnitt des Griffels von Gloriosa superba.

Fig. 23. Passiflora Impératrice Eugénie hort., Androeceum und Gynaeceum beim Öffnen der Blüte.

Fig. 24. Dasselbe im weiblichen Stadium der Blüte.

Fig. 25. Passiflora Imp. Eug., Querschnittserie durch den oberen Filamentabschnitt und Konnektiv eines Staubblattes mit noch nicht resupiniertem Konnektiv. *f* Filament, *k* Konnektiv (Leitbündel schraffiert!), *a* Anthere.

Fig. 26. Querschnitt durch den basalen Teil eines Griffels von Passiflora Imp. Eug.

Fig. 27. Passiflora Imp. Eug. Medianer Längsschnitt durch ein Filament mit noch nicht resupinierten Konnektiv. *a* Anthere, *f* Filament, *k* Konnektiv, *l* Leitbündel.

Fig. 28. Dasselbe durch ein Filament mit resupiniertem Konnektiv. Die hinter der Schnittfläche gelegene Hälfte des Filamentes ist plastisch gezeichnet. *a* Anthere, *f* Filament, *r* dessen einer „Randwulst", *k* Konnektiv, dessen Unterseite in Falten geworfen ist, *l* Leitbündel.

Fig. 29. Passiflora Imp. Eug. Filament mit noch nicht resupiniertem Konnektiv von unten. *an* Anthere, *ak* „Antherenkugel", *k* Konnektiv, *f* Filament, *r* Randwülste des Filamentes, *fp* „Filamentpfanne".

Fig. 30. Passiflora Imp. Eug. Oberes Ende eines Filamentes mit resupiniertem Konnektiv (Anthere abgeschnitten!). *r* Randwulst, *k* Konnektiv, *pf* Filamentpfanne.

Fig. 31. Nigella arvensis. *I* Fruchtblatt mit tordiertem Griffel; *II* dasselbe mit geradegestrecktem Griffel (Postfloration). *n* Narbe. *III* Abschnitt aus einem geradegestreckten Griffel, den schrägen Verlauf der Epidermiszellreihen zeigend.

Fig. 32. Schemat. Darst. der Stellungs- und Größenverhältnisse von Androeceum und Gynaeceum. *I* bei Nigella orientalis, *II* von N. fumariaefolia, *III* N. oxypetala.

Fig. 33. Clerodendron Thomsoniae Balf. *I* Blüte kurz nach dem Aufblühen, *II* Blüte im männl. Stadium, *III* Blüte im weibl Stadium.

Fig. 34. Erysimum Perowskyanum. *I* Lage von Staubblättern und Gynaeceum in der Blüte (in direkter Umgebung des Griffels die längeren Staubblätter); *II* Querschnitt der Filamente eines Paares der längeren Staubblätter, stärker vergrößert; *III* Querschnitt des Filamentes eines kürzeren (lateralen) Staubblattes (Leitbündel angedeutet).

Fig. 35. Aufsicht auf das Endothecium einer Antherenvalve vou Erythraea Centaurium. *I* Schwachzellstreifen, *II* Starkzellstreifen, *III* Netzzellstreifen, *IV* Spiralzellstreifen. Etwas schematisiert.

Über die knöllchenartigen Niederblätter an dem Rhizom von Marsilia hirsuta A. Br. und ihre Beziehung zu den Primär- und Folgeblättern.

Von **H. Glück**, Heidelberg.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Die Niederblattbildungen sind morphologisch zu betrachten als Hemmungsbildungen von Laubblättern, die einem ganzen Laubblatt oder auch einem Teil eines solchen entsprechen können [1]). Sowohl die komparative als auch die ontogenetische Untersuchungsmethode führt zu ein und demselben Resultat. Ganz abgesehen davon aber kann man auch, wie zum ersten Male K. v. Goebel gezeigt hat, den experimentellen Nachweis führen, daß die Niederblätter Hemmungsbildungen von Laubblättern sein müssen. Die Ausläufer an der Keimpflanze von Circaea bilden Laubblätter, wenn sie oberirdisch bleiben; und schuppenartige Niederblätter, wenn sie in den Boden eindringen [2]). Schneidet man im Herbst beblätterte Laubtriebe ab und behandelt man sie als Stecklinge, so wandeln sie sich direkt in Ausläufer mit Niederblättern um [3]). Außerdem aber kann man auch Knospen, die sich unter normalen Verhältnissen zu Ausläufern entwickelt hätten, veranlassen, sich direkt in Laubtriebe umzuwandeln, wenn man die nach oben gerichtete Hauptachse abschneidet. K. v. Goebel gelangt schließlich zu dem Resultat, daß bei Circaea die Ausbildung der Laubblätter resp. Niederblätter allein von der verschiedenartigen Zufuhr organischer Stoffe abhängt [4]). Ganz analoge Verhältnisse konnte K. v. Goebel bei Prunus Padus konstatieren. Wenn man Laubtriebe entgipfelt oder entlaubt, so werden die in der Anlage stehenden Knospenschuppen veranlaßt, die

---

1) H. Glück, Blatt- und blütenmorphologische Studien, Jena 1919, p. 280 ff. Außerdem siehe auch K. von Goebels Organographie, 1. Aufl., p. 574 f. und Botan. Zeitung, p 794.

2) K. von Goebel, Organographie, 1. Aufl., p. 220.

3) K. von Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, p. 103.

4) K. von Goebel, Experimentelle Morphologie, 1908, p. 705.

zugehörige Blattfläche zu entwickeln, was sie sonst bei normaler Entwicklung nicht getan hätten [1]).

Ein besonderes interessantes Beispiel für die innige Beziehung, die Niederblätter und Laubblätter zueinander haben und deren Abhängigkeit von äußeren Standortsbedingungen stellt

Marsilia hirsuta A. Br.

dar. Ich habe diese Art schon vor mehreren Jahren als „M. pubescens" aus dem Botanischen Garten in Montpellier bezogen durch Herrn Prof. **Flahault**. Doch konnte ich bald feststellen, besonders durch die Existenz der kleinen „Rhizomknöllchen", daß M. hirsuta A. Br. vorliegt [2]). Meines Wissens ist das die einzige Art in der Gattung, die durch solche „Knöllchen" ausgezeichnet ist. Schon **Alexander Braun** [3]) tut derselben Erwähnung. Außerdem aber habe ich früher schon gezeigt, daß Marsilia hirsuta wohl die einzige Art ist, die eine wohlausgebildete Wasserblattform bildet, wenn man die Pflanze bei 70—170 cm Tiefe unter Wasser kultiviert. Diese Wasserblattform, die ich als M. hirsuta forma submersa beschrieben und abgebildet habe [4]), besteht aus horizontal verlaufenden Stengeln, die in zahlreiche Internodien sich differenzieren, und die die untergetauchten Wasserblätter tragen. Die typischen Wasserblätter bestehen aus einer rundlichen oder auch ovalen Blattfläche, die einem längeren Stiel ansitzen; außerdem aber erzeugen solche Ausläufer auch viele Übergangsblätter, die sich von den typischen Wasserblättern dadurch unterscheiden, daß sie eine zwei-, eine drei- oder auch vierlappige Blattfläche besitzen. Die ungeteilten Wasserblätter sind aber identisch mit Primärblättern, die in genau der gleichen Form auch der Keimling erzeugt. Derartige Keimlinge mit löffelförmigen Primärblättern hat auch **Alex. Braun** beschrieben und abgebildet [5]). Abgesehen von der Wasserblattform bildet M. hirsuta aber auch noch eine Schwimmblattform, die durch langgestielte Schwimmblätter sich auszeichnet [6]); es ist das eine Form, die wohl alle Marsilia-Arten überhaupt zu bilden vermögen. Vergleichen wir nun die Wasserblattform und die Schwimmblattform mit der Landform, so fällt uns zunächst auf, daß beide langgestreckte Rhizome und lange Internodien aufweisen, aber niemals „Knöllchen" bilden; die Landform jedoch bildet kurze Rhizome, ent-

1) K. v. Goebel, Organographie, 1. Auf., p. 577 und Bot. Zeitung 1880, p. 775.
2) H. Glück, Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. III, p. 480 mit Fig. 82, in der auch die Knöllchen zu sehen sind.
3) Monatsber. der Berliner Akademie 1872, p. 651.
4) H. Glück, l. c. Bd. III, p. 482, Taf. V, Fig. 31 und Taf. VI, Fig. 32.
5) Alexander Braun, l. c. Monatsber. Berliner Akademie 1872, p. 643.
6) H. Glück, Wasser- u. Sumpfgewächse, Bd. III, p. 482 u. 483 (die Tabelle).

sprechend reduzierte Internodien und stets die besagten unterirdischen „Knöllchen". Meine Vermutung, es möchten sowohl bei der Wasserform als auch bei der Schwimmblattform die „Rhizomknöllchen" durch Laubblätter ersetzt sein, hat sich als richtig bestätigt. Ich habe solche Versuche zu wiederholten Malen immer mit dem gleichen Resultat angestellt: Auf dem Lande bildet die Pflanze kurze Rhizome von 5—20 cm Länge, kurze Internodien von 2—28 mm Länge und seitliche Auszweigungen von nur wenigen Millimetern Länge, an denen die Laubblätter rückgebildet sind auf Niederblätter von knöllchenartigem Aussehen. Im 20 cm tiefen oder auch noch tieferem Wasser bildet die Pflanze langgestreckte Rhizome, die bei der Schwimmblattform 46—136 cm lang sein können, während die Internodien eine Länge von 5—70 mm haben; bei der Wasserblattform sind die Rhizome 9—30 cm lang und die Internodien 2—20 mm. Bei beiden Formen kommen niemals „Knöllchen" zum Vorschein, sondern nur Schwimmblätter resp. Wasserblätter. Man hat es also hier ganz in der Hand, ob man die Pflanze veranlassen will, Blätter zu entwickeln in Form von Wasserblättern oder Schwimmblättern oder ob man sie veranlassen will, knöllchenförmige Niederblätter zu bilden und Luftblätter.

Noch muß ich besonders hervorheben, daß die Bildung der knöllchenartigen Niederblätter Hand in Hand geht mit der Bildung der Früchte. Während die Landform normalerweise fruktifiziert, ist die Wasserblattform und die Schwimmblattform stets steril. Ähnlich verhalten sich ja eine recht beträchtliche Anzahl von Wasser- und Sumpfgewächsen, die ich früher eingehend behandelt habe[1]). Über das Verhältnis vegetativer und fruktifikativer Organe zueinander und ihre Abhängigkeit von bestimmten Faktoren vergleiche man auch das bei Goebel[2]) Mitgeteilte. Betrachten wir jetzt die

knöllchenförmigen Niederblätter

noch etwas näher. Dieselben treten nur dann auf, wenn Marsilia hirsuta entweder als Landpflanze oder doch nur in wenige Zentimeter tiefem Wasser kultiviert wird.

Die „Knöllchen sind vorwiegend kugelig (Fig. 1 *V*, *VI*) seltener leicht konisch, so die zwei unteren „Knöllchen" in Fig. 1 *V*. Die „Knöllchen" können isoliert am Rhizom auftreten (*K* in Fig. 1 *II* u. 2 *I*); sie können aber auch zu zwei bis mehreren miteinander verschmolzen sein und kleine Seitenästchen bilden; wie das in Fig. 1 *I*—*V* zu sehen

1) H. Glück, Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. I und III.
2) K. von Goebel, Experimentelle Morphologie, p. 114 ff.

ist. Solche Seitenästchen sind im Umriß rundlich oder rhombisch und können eine variable Zahl von kleinen kugeligen „Knöllchen“ tragen. Häufig treten die „Knöllchen“ so massenhaft an kleinen, kurzen Seitenästchen auf, daß die Rhizome ein fast korallenartiges Aussehen annehmen infolge der vielen kleinen traubigen Seitenästchen. Die Oberseite dieser „Knöllchen“ ist mehr oder minder dicht besetzt mit kleinen lanzettlichen

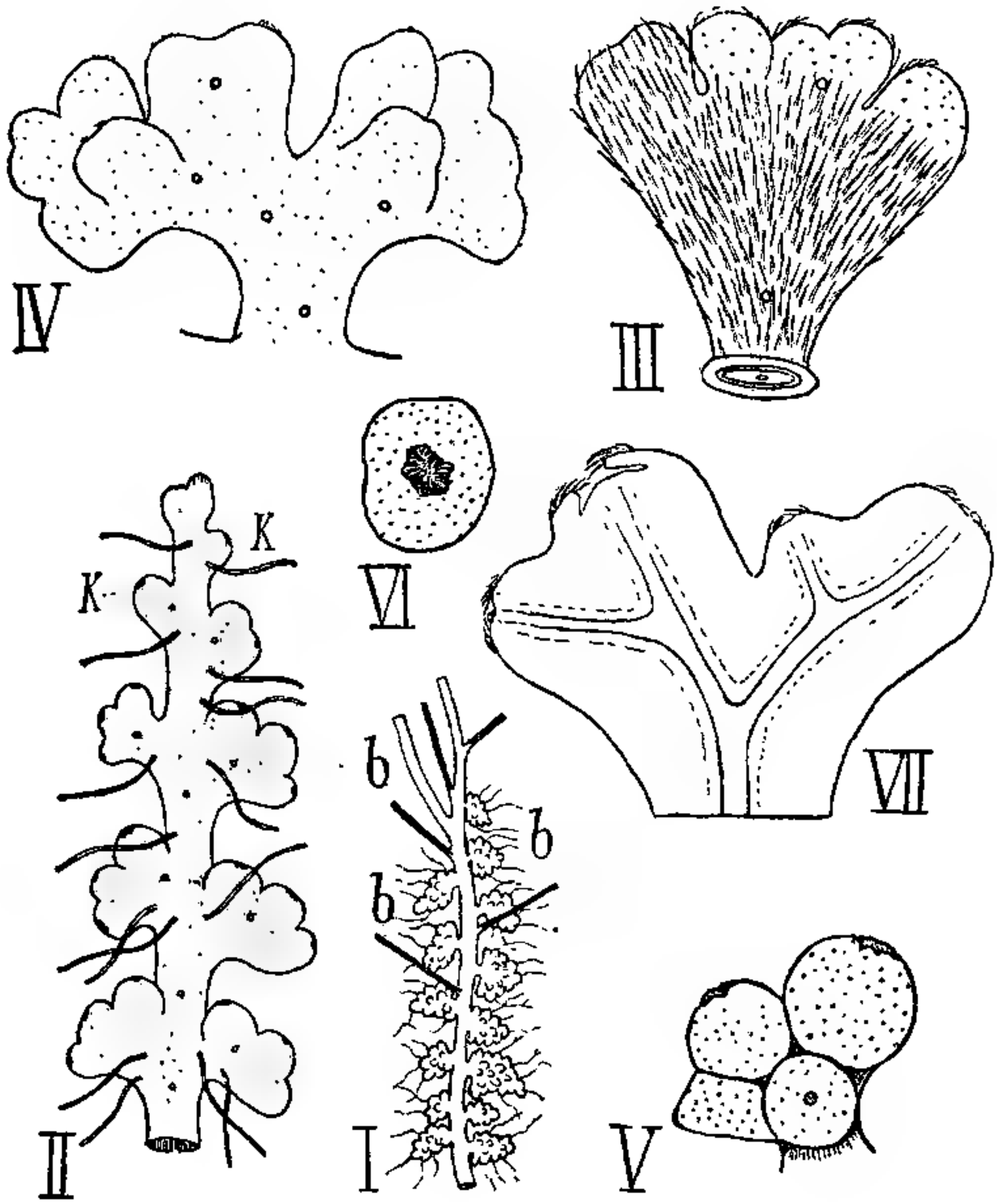


Fig. 1.

I Ein Rhizomstück von Marsilia hirsuta besetzt mit den seitlichen korallenähnlichen Auszweigungen, bestehend aus den knollenförmigen Niederblättern. Bei *b* sind die Ansatzstellen der alten Laubblätter zu sehen, außerdem viele feine Adventivwurzeln. Nat. Gr.

II Rhizomspitze einer Pflanze während des Winters, von der Unterseite betrachtet. Die Achse und die kleinen Seitenästchen sind weiß und hart. Außerdem sind mehrere Wurzeln und von einigen die Ansatzstellen zu sehen. Die Schuppenhaare sind verschwunden. 4× vergr.

und braunen Schuppenhaaren, die jedoch vergänglich sind und leicht abfallen, so daß die weißliche Oberfläche noch mit vielen kleinen punktähnlichen Narben besetzt erscheint (so in Fig. 1 *II—V*). An dem Scheitel sind die „Knöllchen“ meist mit einem kleinen Punkt versehen, der oft nur eine kleine dunkle Stelle andeutet, oft aber auch einem kleinen Grübchen entspricht, begrenzt von einigen schuppenähnlichen Vorwölbungen. Diese letzteren sind aber nichts anderes als die noch erhaltenen Reste einer Spreitenanlage. Nun entsteht die Frage, ob man die „Rhizomknöllchen“ als Blatt- oder Sproßgebilde auffassen soll? Ich muß dieselben für metamorphe Blattgebilde erklären[1]), und zwar aus folgenden Gründen:

1. Sahen wir, daß die „Knöllchen“ bei Wasserblattformen und Schwimmblattformen gänzlich verschwinden zugunsten der Laubblätter.

2. Zeigen diese „Knöllchen“ an den Seitenästchen des Rhizoms eine zweizeilige Anordnung, die freilich an größeren Seitenästchen oft undeutlich wird, so daß kleine traubige Gebilde entstehen. Die Laubblätter an dem Rhizom von Marsilia zeigen aber auch eine zweizeilige Anordnung.

3. Zeigen diese „Knöllchen“ viele Übergänge zu den Laubblättern (Fig. 2) und kommen da verschiedene Modifikationen in Betracht:

1. Gibt es Übergänge, die eine zylindrische oder auch spindelförmige Gestalt besitzen und nach oben zugespitzt sind. Die Spitze selbst ist stets dunkel und zeigt eine minimale spiralige Einrollung; im übrigen jedoch sind diese Übergänge harte, weißliche Gebilde, die auf der Oberseite ebenfalls mit vergänglichen Schuppenhaaren besetzt sind. Die schwach eingerollte Spitze entspricht offenbar der stets in der Jugend eingerollten Blattspitze (Fig. 2 *IV—VI*).

III Ein kleines gelapptes Seitenästchen von der Unterseite betrachtet. Die Oberseite ist, abgesehen von der oberen Partie, noch mit lanzettlichen Schuppen besetzt. Die zwei Ringchen deuten die Ansatzstellen von zwei Adventivwurzeln an. 8× vergr.

IV Ein ähnliches Seitenläppchen wie in *III*, aber etwas stärker gelappt. Die Ansatzstellen von 5 Wurzeln sind sichtlich; die Schuppenhaare sind verschwunden. 8× vergr.

V Ein aus vier Knöllchen bestehendes Seitenästchen. Die zwei oberen Knöllchen sind kugelig, die zwei unteren sind konisch, das links unten befindliche ist von der Seite gesehen, das rechts unten befindliche ist von oben gesehen. 15× vergr.

VI Ein isoliertes „Knöllchen“ vom Scheitel gesehen mit einem relativ großen Grübchen, das durch radiär gestelle Haare verschlossen ist. 15× vergr.

VII Ein Längsschnitt durch ein kleines, aus mehreren Knöllchen zusammengesetztes Seitenästchen. Es sind vier „Knöllchen“ der Länge nach durchschnitten, von denen das mittlere auch ein Grübchen aufweist, das beiderseits von einem Spreitenrudiment eingeschlossen ist. 15× vergr.

---

1) Vgl. auch K. von Goebel, Organographie, 2. Aufl., p. 1005.

2. Gibt es Übergangsbildungen, die kurze, zylindrische Gebilde darstellen, ohne daß die Spitze spiralig eingerollt wäre. Dagegen findet man dann stets ein Büschel von Haaren vor, die sich senkrecht nach unten zu wenden (Fig. 2 a u. b in *II* u. *III*). Ganz ähnliche Haarbildungen treten übrigens an allen jugendlichen Blattanlagen auf, die deutlich eingerollt sind.

3. Gibt es Übergangsbildungen, die habituell den Blättern mit

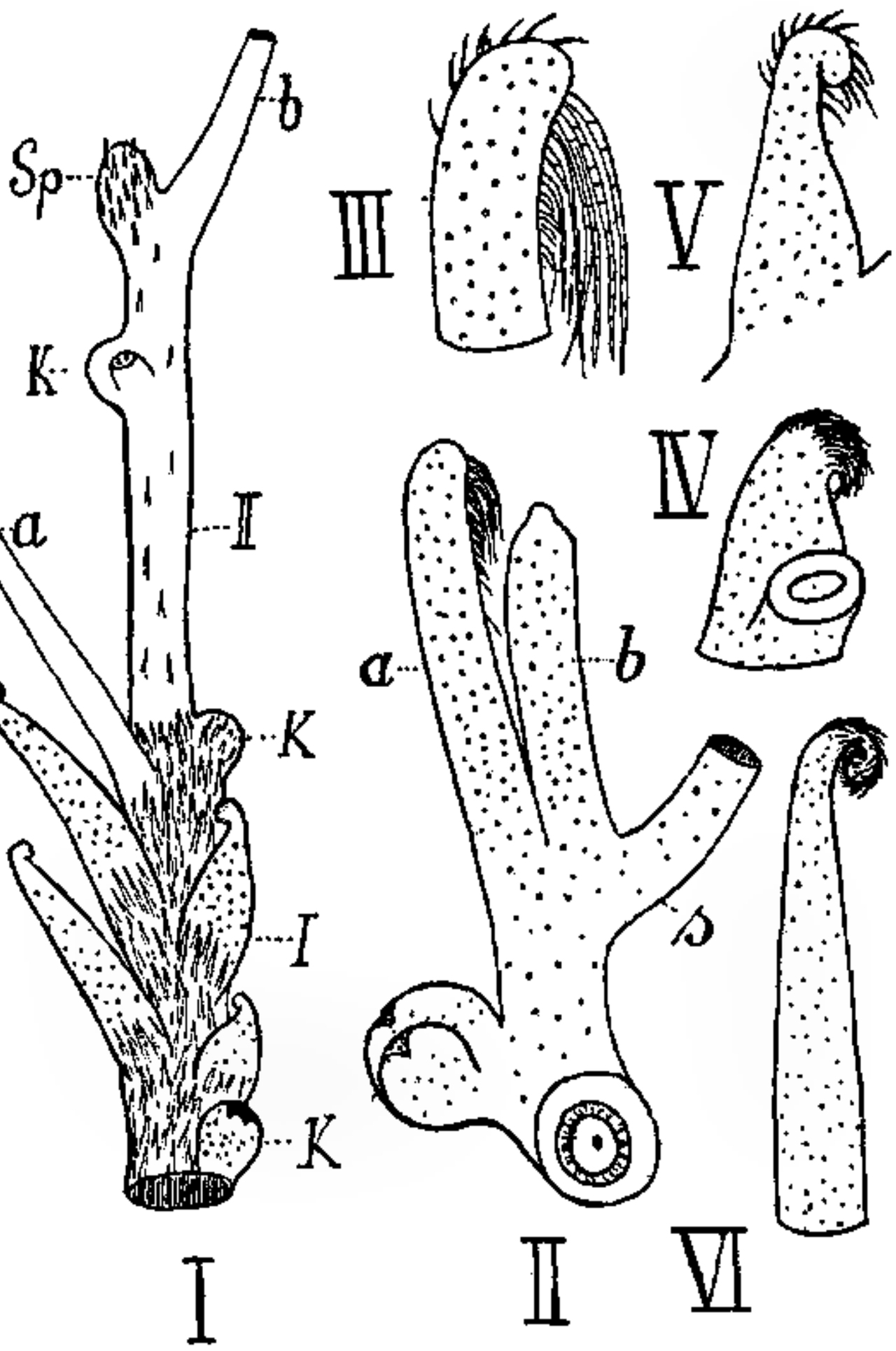


Fig. 2.

I zeigt die Spitze eines jetzt eben (Anfang März) auskeimenden Rhizoms. *I* ist das ruhende, dicht mit Schuppen besetzte und mit Stärke angefüllte Rhizom, das einige Knöllchen (= *K*) und mehrere Übergangsblätter trägt, von denes eines mit *I* bezeichnet ist. *II* ist das neu ausgetriebene Rhizomstück, das bei *K* noch zwei „Knöllchen" trägt. *Sp* = Stammspitze; *a* und *b* sind die basalen Teile von zwei noch kümmerlichen Laubblättern. 8× vergr.

II zeigt ein Seitenästchen eines Rhizoms, das links unten zwei „Knöllchen" trägt von normaler Form; außerdem zwei Übergänge (*a* u. *b*) von zylindrischer Gestalt, und ein gewöhnliches Laubblatt, von dem nur die Basis (= *s*) zu sehen ist. 8× vergr.

III zeigt die Spitze eines Übergangsblattes, wie es in *II a*, *b* dargestellt ist. 15× vergr.

IV, V, VI sind 3 Übergangsblättchen mit mehr oder minder stark spiralig eingerollter Spitze, die auch noch mit einseitswendigen Haaren besetzt ist. 15× vergr.

vierzähliger Spreite gleich sehen, die aber klein und kümmerlich bleiben und im unteren Teil des Blattstiels deutlich anschwellen und weißlich sind, während im übrigen der Blattstiel grün ist.

Diese Argumente dürften schon ausreichend sein, um die Blattnatur der kleinen „Rhizomknöllchen" von Marsilia hirsuta zu beweisen. Wir müssen also diese „Knöllchen" für die basalen Teile von Laubblättern oder Laubblattanlagen halten, an denen mitunter eine rudimentäre Spreite noch auftreten kann.

Nun könnte man aber noch die Frage aufwerfen, ob die „Rhizomknöllchen“ der Stielbasis der vierzähligen Folgeblätter entsprechen oder der Stielbasis der löffelförmigen Primärblätter. Meiner Ansicht nach entsprechen sie zum Teil der Basis der Primärblätter und zum Teil der Basis der Folgeblätter.

Daß in dem „Knöllchen“ zum Teil die Basis von Primärblättern enthalten sein muß, zeigt folgende Betrachtung: Alle Wasserpflanzen mit zwei Blattformen, Primärblättern und Folgeblättern können diese beiden Formen nicht nur im Wasser, sondern auch auf dem Land entwickeln, wie ich das schon an vielen Beispielen gezeigt habe[1]). Da nun bei M. hirsuta die Primärblätter als ungeteilte Wasserblätter ganz vorzüglich zur Entwicklung gelangen, und da außerdem bei der Landform von mir noch niemals ungeteilte Primärblätter aufgefunden wurden, auch nicht beim Neuaustreiben der Rhizome[2]), so muß ich annehmen, daß die „Rhizomknöllchen“ größtenteils den basalen Teilen der Primärblätter entsprechen. Aber auch das Experiment spricht dafür, daß die „Knöllchen“ einer spreitenlosen Stielbasis entsprechen müssen. Wenn man M. hirsuta in 70 cm Wassertiefe versenkt oder tiefer, so bleibt die „Knöllchenbildung“ ganz aus und wird ersetzt durch die löffelförmigen Primärblätter. „Knöllchen“ und Primärblätter können sich also stets gegenseitig vertreten.

Daß aber die „Rhizomknöllchen“ zum Teil auch noch der Basis der Folgeblätter entsprechen, zeigt folgende Betrachtung: Schon oben (p. 5) haben wir gesehen, daß die „Knöllchen“ am Ende oft noch ein kleines Grübchen aufweisen, umschlossen von winzigen Schüppchen, welche die Reste der Fiederblattsegmente darstellen. Zweitens aber zeigen uns die vielen zwischen „Knöllchen“ und Folgeblättern vorkommenden Übergänge, daß die „Knöllchen“ zum Teil wenigstens der Stielbasis der Folgeblätter entsprechen müssen. Und schließlich zeigt auch das Experiment, daß die Rhizomknöllchen als Basis der nicht entwickelten Folgeblätter betrachtet werden dürfen. Wenn man die Landform von M. hirsuta in 20—50 cm Wassertiefe versetzt, so unterbleibt die „Knöllchenbildung“ und es werden an Stelle der „Knöllchen“ langstielige Folgeblätter (= Schwimmblätter) gebildet. „Knöllchen“ und Folgeblätter können sich also gegenseitig vertreten.

Hinsichtlich des anatomischen Baues der „Knöllchen“ sei noch kurz folgendes erwähnt:

---

1) H. Glück, Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. I und III.

2) Ich beobachtete die Bildung ungeteilter Primärblätter beim Austreiben der auf dem Land kultivierten Rhizome oft bei M. strigosa. Auch bei den im ganz seichten, ca. 10 cm tiefen Wasser austreibenden Rhizomen von M. quadrifolia fand ich isolierte langgestielte und ungeteilte Primärblättchen.

Im Querschnitt zeigen die „Rhizomknöllchen“ einen zentralen Gefäßbündelstrang und eine dicke, parenchymatische Rindenzone, die ganz mit Stärke erfüllt ist. Es funktionieren also die „Rhizomknöllchen“, ähnlich wie die fleischigen Niederblätter anderer Pflanzen als Reservestoffbehälter. Die Blattstiele (der Landform) jedoch besitzen einen zentralen Gefäßbündelstrang und eine stattliche Rindenzone, die von einer größeren Anzahl radiär gestellter, ansehnlicher und rechteckiger Luftkanäle durchzogen ist. Desgleichen zeigen aber auch die jungen Rhizomteile, welche kleine Seitenäste mit „Knöllchen“ tragen, im Querschnitt eine gleichmäßige parenchymatische Stammrinde, dicht mit Stärke erfüllt; während die langgestreckten Rhizome der Wasser- und Schwimmblattform ebenfalls eine mächtige Rindenzone besitzen, die kreisförmig angeordnete Luftkanäle umschließt. Letztere sind jedoch beträchtlich kleiner als die Luftkanäle in den Blattstielen, so daß außerhalb der kreisförmig gestellten Luftkanäle eine immer noch relativ dicke Stammrinde sichtlich ist.

Fassen wir das Mitgeteilte nochmals kurz zusammen, so ergibt sich: Marsilia hirsuta A. Br. ist unter allen bekannten Marsiliaceen bis jetzt die einzige Art, die kleine, kugelige Niederblätter am Rhizom bildet. Diese Niederblättchen entstehen jedoch nur bei der Landform, aber nie bei der Schwimmblattform oder Wasserblattform. Die Niederblättchen können isoliert am Rhizom auftreten, häufiger jedoch sind sie auf kleine Seitenästchen von traubiger Form lokalisiert, die dem Rhizom ein korallenartiges Aussehen verleihen. Die Niederblättchen sind meist kugelig, seltener konisch oder nach oben zugespitzt und am Ende ohne oder mit einem Grübchen versehen, das von schuppigen Gebilden, den Resten einer Spreite, umgeben sein kann. Morphologisch entsprechen die Niederblätter der Basis eines Blattstiels von Primärblättern oder Folgeblättern. Die „Rhizomknöllchen“ lassen sich ganz entsprechend der äußeren Umgebung entweder in Primärblätter oder in Folgeblätter umwandeln. Durch Versenken der Landpflanze in seichtes Wasser bilden sich an Stelle der „Rhizomknöllchen“ Folgeblätter (= Schwimmblätter). Durch Versenken der Landpflanze in tieferes Wasser von 70 cm und darüber bilden sich an Stelle der „Rhizomknöllchen“ löffelförmige Primärblätter.

Mit Rücksicht auf ihren Reichtum an Stärke funktionieren die „Rhizomknöllchen“ der Marsilia hirsuta als Reservestoffbehälter ebenso wie die Niederblätter anderer Pflanzen.

Die Abhängigkeit des Geschlechtes von den Außenbedingungen.

Von **Wilhelm Riede.**

I. Einleitung.

Die Organbildung in der Ontogenie einer Pflanze setzt sich aus einer großen Anzahl von Einzelgeschehnissen zusammen. Die einzelnen Komponenten dieser komplexen Phänomene vollkommen klar zu erkennen, wird dem Menschen wohl nie gelingen. Aber manches Teilproblem der Entwicklungsmechanik ist schon der Lösung näher gekommen. Besonders durch die bahnbrechenden Arbeiten von Goebel und Klebs wurden viele Fragen der morphologischen Kausalwissenschaft weitgehend geklärt. Vornehmlich diesen beiden Forschern verdanken wir die Erkenntnis, daß die Entwicklung kein unabänderlicher, von vornherein in allen Teilen festgelegter Vorgang ist, daß sie vielmehr unter dem ständigen Einfluß der Außenwelt steht. Konnte ich früher einen neuen Beleg dafür erbringen, daß die Entwicklungsstufen einer Pflanze von der Umgebung abhängig sind [1]), so will ich heute einen Fall zur Sprache bringen, der die Abhängigkeit der Sexualqualität von den äußeren Bedingungen von neuem beweist. Bei der Entwicklung eines Individuums von der Jugendform zur Folgeform und von der Folgeform zur Geschlechtsform ist eine Erhöhung der Konzentration der Nährstoffe und ein Überwiegen der organischen Stoffe über die anorganischen erforderlich. Die Entwicklung ist sozusagen eine Funktion des Stoffquotienten, d. h. des Verhältnisses der organischen Stoffe zu den anorganischen. Je größer dieser Quotient, desto höher die Entwicklungsstufe. Mit der Zunahme dieser Größe geht Weiterentwicklung, mit der Abnahme Rückentwicklung Hand in Hand. Eine Reihe von Versuchen mit Zea Mays vulgaris, die zunächst einem anderen Zweck dienten, ließen die Auffassung in mir

1) Flora 1921, Neue Folge, Bd XIV, p. 30 ff.

reifen, daß auch die Entwicklung vom männlichen zum weiblichen Stadium auf dieselbe Ursache zurückgeführt werden muß. Von Goebel wurde diese Ansicht schon früher vertreten. Jedoch bestanden noch Unklarheiten. Es war bei den bisherigen Versuchen nicht entschieden worden, wie weit die Ergebnisse von der Beleuchtungsverminderung, wie weit von dem Nährsalzmangel beeinflußt waren. Ergänzende Versuche schienen notwendig.

Dér homophytische, gemischtgeschlechtige Mais-Diplont ist einhäusig; er bildet zu verschiedenen Zeiten und in getrennten Zonen seine Sporen aus. Die Spitze des Hauptsprosses wird von der männlichen Infloreszenz eingenommen; sie besteht aus einer Hauptachse, an der Ährchenpaare in mehreren Längsreihen sich befinden, und aus einer Anzahl von Seitenachsen, die Paare von Ährchen in zweizeiliger Anordnung tragen. Der weibliche Blütenstand stellt einen Kolben dar; er ist die Spitze eines Kurztriebes, welcher in der Achsel eines etwa in der Mitte der Hauptachse befindlichen Blattes steht. An der fleischigen Achse stehen in 4—12 Längsreihen Paare von einblütigen Ährchen. Es können natürlich mehrere Kolben ausgebildet sein. Jede Maispflanze besitzt also den männlichen und weiblichen Potenzenkomplex. Beide sind in gleichem Maße entfaltungsfähig; es liegt gemischtgeschlechtige Tendenz vor. Eine Beeinflussung des Geschlechtes ist mithin hier leichter möglich als bei den diözischen Gewächsen, die mit getrenntgeschlechtiger Tendenz ausgestattet sind. Versuche über Geschlechtsbeeinflussung sind schon wiederholt mit Erfolg durchgeführt worden. So gelang es gynomonözische Individuen von Satureia weiblich und andromonözische von Lilium männlich zu machen [1]). Während in diesen Fällen eine Beeinflussung der diploiden Generation erzielt, die Entstehung von Makro- und Mikrosporen hervorgerufen werden konnte, ist die Beeinflussung der haploiden Generation, das Hervorlocken von weiblichen und männlichen Keimzellen, bei gemischtgeschlechtigen und bei einigen getrenntgeschlechtigen Archegoniaten gelungen. Hier handelt es sich um die Beeinflussung des Mais-Diplonten; der ebenfalls mit gemischtgeschlechtiger Tendenz versehene Haplont bleibt unberücksichtigt.

Da die Anlage der Maisblüte, wie auch bereits Goebel feststellte, zwittrig ist, wird die Entscheidung über die Ausbildung von Makro- oder Mikrosporen und von weiblichen oder männlichen Keim-

---

1) Correns, Jahrb. f. Bot. 1907, Bd. XLIV, p. 124ff. und 1908, Bd. XLV, p. 661; ferner H. d. N. 1913, Bd. IV, p. 974ff.

zellen nach Anlage der Makro- und Mikrosporophylle getroffen. Mit dem Heranwachsen des Sporophylls hat sich das Schicksal über das Geschlecht entschieden. Eine nachträgliche Änderung der Sexualität, wie sie bei Begonia und Sempervivum vorkommt (Mikrosporen im Makrosporangium bzw. Makrosporangien am Mikrosporophyll), konnte beim Mais nicht konstatiert werden. Die inneren Bedingungen in der Spitze des Hauptsprosses hemmen die Entwicklung der Makrosporophylle, die der Achselsprosse die Mikrosporophylle. Diese Innenzustände sind auch — natürlich neben den Erbfaktoren — an der rispigen bzw. kolbigen Ausbildung des Blütenstandes beteiligt. Sollten später infolge örtlicher Stoffanhäufung oder infolge Abnahme der Assimilate die inneren Bedingungen andere werden, so bilden sich weibliche Blüten an der Rispe und männliche Blüten am Kolben; unter Umständen treten Zwitterblüten auf. In den reduzierten Staubblättern geht die Entwicklung oft bis zur Ausbildung der Pollenmutterzellen, in den reduzierten Fruchtblättern nicht selten bis zur Entstehung der Samenanlage, seltener bis zur Bildung der Embryosackmutterzelle. Es finden sich alle graduellen Abstufungen der Degeneration. Es kann auch die Unterdrückung des einen Komplexes so früh erfolgen, daß er nicht mehr nachweisbar ist; die Anlage scheint eingeschlechtig. Der Ausbildungsbeginn des männlichen Blütenstandes erfolgt zu einer Zeit, wo das Verhältnis der Assimilate zu den Nährsalzen gerade die für die Blühreife notwendige Größe erhalten hat. Haben die Assimilate ein größeres Übergewicht über die Aschenbestandteile erlangt, so erfolgt die Ausbildung des weiblichen Blütenstandes. Der weibliche Blütenstand reißt die Hauptmasse der Assimilate an sich, so daß die Spitze des Hauptsprosses unter den für das Wachstum der männlichen Blüten günstigen Bedingungen verbleibt. Die durch die Außenwelt auf das Soma ausgeübten Einflüsse treten bei willkürlicher Änderung der Außenbedingungen besonders deutlich in die Erscheinung.

II. Wasserkulturen.

a) Diffuses Licht.

Von der Crone normal[1]): Ausbildung normal. Männlicher Endstand, weiblicher Seitenstand.

Von der Crone ohne Kali: Wachstum stark gehemmt. Die Blätter werden dunkelgrün; sie trocknen von der Spitze und vom Rand her ein. Die Terminalinfloreszenz ist männlich, trägt jedoch an der

1) In dieser wie in allen folgenden Reihen wurden sechs Versuche ausgeführt. Als Versuchsobjekt diente eine reine Linie von Zea Mays vulgaris.

Basis einen oder mehrere weibliche Seitenäste. Achselblütenstände rudimentär. — In der stark kalibedürftigen Maispflanze kommt es infolge des Kalimangels zu einer Ernährungsstörung, wodurch die Assimilationsflächen besonders stark in Mitleidenschaft gezogen werden. So üben die Nährsalze einen entscheidenden Einfluß aus; es gewinnt das männliche Geschlecht die Oberhand. In den basalen Seitenzweigen der Spitzeninfloreszenz treten, da die Produktion der Assimilate vorübergehend gesteigert wird, Innenbedingungen auf, die eine Begünstigung des weiblichen Geschlechts bewirken.

Von der Crone ohne Eisen: Auf Kosten der im Samen enthaltenen Eisenmenge entstehen zunächst einige grüne Blätter. Alle späteren Blätter sind chlorotisch. Indifferenter Sproßscheitel. Unentwickelte Achselprodukte. — Der Mangel an Assimilaten ist so groß, daß Blühreife nicht eintritt.

Leitungswasser: Langsames, geringes Wachstum. Schwache weibliche Terminalinfloreszenz. Achselprodukte bleiben der geringen Baustoffmenge wegen unentwickelt. — Die Überlegenheit der Assimilate tritt der äußerst geringen Nährsalzzufuhr wegen schnell ein und gibt die Veranlassung für das auf einem sehr frühen Stadium einsetzende Blühen.

Destilliertes Wasser: Sehr starke Entwicklungshemmung. Geringes Wachstum. Unverzweigte weibliche Terminalinfloreszenz, die auf einem frühen Stadium der Entwicklung stehen bleibt. Indifferente Achselprodukte. — Die geringen Aschenbestandteile, welche der Same enthielt, sind bald aufgebraucht. Infolgedessen findet nur ein sehr geringes Wachstum statt. Der des Nährsalzmangels wegen weibliche Endstand stellt sehr bald sein Wachstum ein; allgemeine Erschlaffung setzt ein. Nährsalzdefizit, reichliche Wasserzufuhr und Mißverhältnis zwischen organischen und anorganischen Stoffen sind von wesentlichem Einfluß.

b) Abgeschwächtes Licht.

Von der Crone normal: Der weibliche Lateralkolben entfaltet sich später. Das Zeitintervall zwischen der Entfaltung der männlichen und weiblichen Blüten ist vergrößert. Manchmal bleibt der Kolben unentwickelt oder unentfaltet. — Infolge der Beeinträchtigung der Assimilation kommen die für die Entwicklung der weiblichen Blüten notwendigen Innenbedingungen spät, sehr spät oder gar nicht zustande. Die männliche Infloreszenz ist sehr gut entwickelt.

Von der Crone ohne Kali: Unverzweigter männlicher Spitzenstand. Indifferente Achselanlagen. — Die geringe Lichtmenge und der durch den Kalimangel bedingte Krankheitszustand der Blätter halten den Überschuß an Assimilaten auf geringer Höhe.

Von der Crone ohne Eisen: Steril. Indifferente Anlage am Sproßscheitel.

Leitungswasser: Unverzweigter androgyner Terminalstand. Achselinfloreszenzen rudimentär. — Die Nährsalzaufnahme wie die Assimilation stark herabgemindert. Jedoch ist der Mangel an Aschenbestandteilen größer. Nach Verbrauch organischer Stoffe für die weiblichen Blüten, haben sich die inneren Bedingungen geändert; es entstehen männliche Blüten. Es erfolgt infolge der Änderung des Innenzustandes eine Umkehrung der Entwicklung.

Destilliertes Wasser: Steril. Unter Umständen ist eine weibliche reduzierte Spitzeninfloreszenz vorhanden. — Die geringe Baustoffmenge bewirkt einen baldigen Entwicklungstillstand, die relative Assimilatenmenge Entwicklung der Makrosporophylle.

Die Ergebnisse der Wasserkulturen beweisen den Einfluß der Außenfaktoren. Großer Überschuß an Assimilaten läßt die weiblichen, geringerer die männlichen Blüten zur Entwicklung kommen. Die Monöcie geht bei Variierung der Außenbedingungen in Polyöcie über. Die Protandrie läßt sich durch Änderung des Milieus in Protogynie umwandeln. Bei schlechter Ernährung kann nicht nur Verweiblichung der Maispflanze eintreten, wie Werth annimmt, sondern es ist auch eine Vermännlichung möglich. Bei ganz bestimmten inneren Bedingungen, die durch verschiedene äußere Bedingungen herbeigeführt werden können, muß der eine oder andere Vorgang sich vollziehen. Von anderer Seite wurde eine Vermännlichung durch Verwendung von unterschwefelsaurer Magnesia in der Nährlösung erzielt. Die Untersuchungen, die den Einfluß der einzelnen Nährstoffe klarstellen sollen, sind nicht abgeschlossen. Kulturen in Zuckerlösungen, Asparaginlösungen [1]) und Nährlösungen der verschiedensten Zusammensetzung unter besonderer Berücksichtigung von Stickstoff und Phosphor müssen über diese Frage Klarheit bringen: Das Verhältnis vom Stickstoff zum Phosphor spielt sicherlich eine wesentliche Rolle. Die Beobachtung, daß sauer reagierende

---

1) Mit Asparagin ernährte Warmhauspflanzen schritten nach 4 Wochen — nach Anlegung des 6. Blattes — zur Blütenbildung; diese etwa 20 cm hohen Pflanzen hatten einen ♀ Terminal- und zwei ♀ Lateralkolben ausgebildet. Die ohne organische Stoffe, in fast sterilem Substrat gehaltenen Maispflanzen blühten erst in der 9. Woche; auch sie waren rein ♀.

Lösungen eine Verweiblichung bewirken, bedarf der Nachprüfung. Vielleicht ist der Reaktion des Substrates besonderer Wert beizumessen.

III. Freilandversuche.

Die Freilandversuche wurden mit derselben Rasse von Zea Mays vulgaris ausgeführt. Den Pflanzen wurde durch Dichtsaat die Möglichkeit zu voller Entwicklung genommen. Die Hemmung ist eine ganz verschiedene. Die einen Individuen vermögen, da sie zuerst keimen und den Boden mit ihren Wurzeln durchsetzen, zu verhältnismäßig ansehnlichen Pflanzen heranzuwachsen. Je später die Keimung erfolgt, je geringer der zur Verfügung stehende Bodenraum ist, um so stärker wird die Entwicklungshemmung sein. Je nach dem Grade der Hemmung wird nun die Geschlechtsqualität ausfallen. Man kann, abgesehen von einigen Zwischenformen, sieben Typen von Hungerpflanzen unterscheiden, die in der Regel schon durch ihre Größe kenntlich sind.

Gruppe	Mittlere Sproßhöhe	Geschlecht des Terminalstandes			Geschlecht des Achselstandes			Relative Häufigkeit in Proz.
		Basis	Mitte	Spitze	Basis	Mitte	Spitze	
I	55	♂♀	♂	♂	♀	♀	♀	25
II	40	♂♀	♂♀	(♂)	♀	(♀)	[♀]	2
III	31	♂♀	(♀)	[♀]	(♀)	[♀]	—	16
IV	25	(♂♀)	[♀]	—	♀	(♀)	[♀]	24
V	19	♂♀	♂	♂	[♀]	—	—	1
VI	12	♀	—	—	—	—	—	17
VII	8	—	—	—	—	—	—	15

♀, ♂ entfaltet; (♀), (♂) nicht entfaltet; [♀], [♂] nicht entwickelt; — indifferent.

Die größten Pflanzen der Dichtsaat zeigen vermöge ihres gutentwickelten Wurzelsystems und ihres ausreichenden Lichtgenusses normales Wachstum. Bei der zweiten Gruppe tritt die geringere Versorgung mit den Bodennährstoffen zutage. Der terminale Blütenstand wird weiblich. Da der Stoffverbrauch bei der Blütenbildung sehr stark ist und Ersatz bei der geringeren Beleuchtnng nicht so schnell beschafft werden kann, wird der Überschuß an Assimilaten geringer. Die Spitze des Terminalstandes wird männlich. Der Seitenkolben wird besser mit Assimilaten versorgt, so daß hier eine Änderung des Geschlechtes nicht eintritt. Es muß auch hier an ein Überwiegen der Erbanlagen über die inneren Bedingungen vielleicht gedacht werden. Bei dem Achselblütenstand entfaltet sich nur die Basis. Eine kurze Zwischenzone des Endstandes ist mit Zwitterblüten besetzt. Die Gruppe III hat noch geringere Wurzelausbildung. Wenn auch die assimilatorische Tätigkeit infolge Beschattung absolut geringer ist, so macht sich doch ein relatives

Überwiegen der Assimilate geltend. Der Endblütenstand, der meistens keine Seitenachsen anlegt, bildet nur männliche Blüten aus. Ist ein Seitenzweig angelegt, so zeigt er in zweizeiliger Anordnung weibliche Blüten. Die allerletzten Blüten können unter Umständen männlichen Charakter erhalten. Die kleine, nicht entfaltete Achselinfloreszenz ist rein weiblich. Die Assimilate überwiegen und fördern die Ausbildung der weiblichen Blüten. In Gruppe IV findet eine völlige Verweiblichung der Pflanzen statt, weil das Wurzelsystem sehr schwach ist und der Stoffquotient bald einen hohen Wert erreicht. Die Beeinträchtigung der Nährsalzaufnahme ist stärker als die der Assimilation. Bemerkenswert ist die durch innere Bedingungen veranlaßte Förderung des Seitenstandes. Die nächsten beiden Gruppen sind durch ihr schwaches Sproßsystem und ihr ganz kümmerliches Wurzelsystem charakterisiert. Die Kraft zur Bildung eines axillären Sprosses besitzen sie nicht. Während in der Gruppe V der relative Überschuß an Assimilaten nur gering ist und deshalb die Spitze nach Anlegung einer Anzahl weiblicher Blüten männliche entwickelte, ist die Gruppe VI nur imstande, mit dem geringen zur Verfügung stehenden Material weibliche Blüten zur Entwicklung zu bringen. In demselben Augenblick, wo die Assimilatenmenge für die weiblichen Blüten aufgebraucht ist, tritt auch schon infolge der allgemeinen Erschlaffung ein völliger Stillstand der Entwicklung ein. Die Überlegenheit der Assimilate über die Nährsalze ist dadurch gewährleistet, daß die Beeinträchtigung des Wurzelsystems eine weit stärkere ist als die des Sproßsystems. Im Ausnahmefall können einige männliche Blüten vorhanden sein. Die letzte Gruppe tritt nicht in Blühreife ein. Die Schwächung der Individuen ist eine so starke, daß der Zustand des Überwiegens der Assimilate nicht erreicht wird. Bald fehlt die Kraft zu jeglicher Neubildung. Die Pflanzen leiden unter dem Mangel an Nährsalzen, Wasser und Assimilaten.

Da alle übrigen Freilandversuche dieselben Ergebnisse zeitigten, will ich sie übergehen. Bei Kulturen auf nährstoffarmem Boden verschiebt sich die Zahl der relativen Häufigkeit — veranlaßt durch die verhältnismäßig stärkere Wirkung der Assimilate — zugunsten der letzten Gruppen. Bei Schattenkulturen nimmt infolge des größeren Einflusses der Nährsalze die Prozentzahl der ersten Gruppen zu; es treten hier, wenn auch sehr selten, rein männliche Individuen auf.

Um die Wirkung der Bedingungskomplexe des Bodens und der Luft festzustellen, läßt sich in manchen Fällen ein Vergleich zwischen Sproß- und Wurzelsystem mit Erfolg anwenden. Die Stärke der Ausbildung der assimilierenden und der die Bodensalze aufnehmenden

Flächen, die Menge der assimilierenden und der absorbierenden Teile wird unter Berücksichtigung der Außenbedingungen die Geschlechtsreaktion verständlich machen. In einfacher, wenn auch nicht genauer Weise läßt sich dieses Verhältnis durch die Feststellung der Frischgewichte von Sproß und Wurzel ermitteln. Es seien die bei einer Anzahl Schattenpflanzen gemachten Bestimmungen angeführt.

Sexualqualität	Endstand	Seitenstand	Gewichtsquotient S : W
Nicht blühend . . .	—	—	2
Rein männlich . . .	♂	—	2,5
Männlich + weiblich .	♂	♀	3,5
Rein weiblich . . .	♀	—	5

Bei den Wägungen wurden Blüten- bzw. Fruchtstände ausgeschaltet. Natürlich muß man bei dem Vergleich der Gewichtsquotienten vorsichtig sein. So lassen sich Pflanzen, die unter verschiedenen Bedingungen standen, nicht ohne weiteres in Parallele stellen. Lichtmenge und Nährsalzmenge, die infolge der bestehenden Verhältnisse sehr verschiedene sein können, sind stets zu berücksichtigen.

IV. Einzelversuche.

Zu diesen Versuchen wurden vier reine Linien von Zea Mays dentiformis verwendet. Mit diesen Rassen waren im Freiland dieselben Resultate wie mit der Rasse von Zea Mays vulgaris erzielt worden. Alle Dentiformisrassen sind durch starke basale Verzweigung ausgezeichnet. Es läßt sich nun die Beobachtung machen, daß diese grundständigen Sprosse androgyne oder, wenn auch selten, rein weibliche Terminalinfloreszenzen ausbilden. Manchmal ist der Endkolben von Hüllblättern umgeben wie der normale Seitenkolben. Diese Basalsprosse legen den terminalen Blütenstand zu einer Zeit an, wo die Assimilate eine bedeutende Überlegenheit über die Bodensalze erlangt haben; der Endstand muß deshalb weiblich werden. Wenn nach bedeutendem Stoffverbrauch der Vorrat an Kohlehydraten geringer wird, kommen alsdann männliche Blüten zur Entwicklung; die Achse ist zu einem Kolben geworden, der unten weibliche und oben männliche Blüten trägt. Diese androgyne Infloreszenz ist in manchen Fällen rispig verzweigt. Die Seitenäste tragen in zweizeiliger Anordnung am Grunde weibliche, an der Spitze männliche Blüten. Die Beobachtung, daß Randpflanzen fast regelmäßig androgyne oder im Ausnahmefall sogar rein weibliche Spitzenstände an den grundständigen Seitenzweigen entwickeln, zeigt deutlich den Einfluß des Lichtes. Die C-Assimilation ist bei den Rand-

pflanzen besonders stark. Auch bei sehr weitem Standraum ist der Prozentsatz der androgynen Spitzen der Basalzweige ein hoher. Ist die Bewurzelung dieser Zweige gut, so ist die Geschlechterverteilung normal; d. h. es wird ein männlicher Endstand und ein weiblicher Seitenstand angelegt. Die Versorgung mit Nährsalzen wird eine bessere, der starke Überschuß an C-Assimilaten tritt in der selbständig gewordenen Pflanze erst später ein. Experimentell läßt sich die Androgynie durch Beschneiden des Wurzelsystems der Seitenzweige herbeiführen, die normale Geschlechterverteilung dagegen durch Reduzierung der Blattflächen. Werden gleichalte und gleichgestaltete Seitensprosse zum Vergleich in einem Fall in der Wurzelbildung gehemmt und im anderen nicht, so tritt im ersten Fall Androgynie, im zweiten normale Ausbildung ein. Schneidet man den Hauptsproß in einem frühen Entwicklungsstadium ab, so bilden sich Seitenzweige mit normaler Geschlechterverteilung. Kappt man die Hauptachse später, so ist ein hoher Prozentsatz der Spitzen androgyn. In der Literatur finden sich entgegengesetzte Beobachtungen angegeben. Müller und Blaringhem haben durch Beseitigen des Hauptsprosses an den Seitensprossen androgyne Terminalinfloreszenzen, Werth dagegen eine normale Geschlechteranordnung erzielt. Der Zeitpunkt des Eingriffes, ebenso Licht und Bodenbeschaffenheit sind von entscheidender Bedeutung. Die Menge der gespeicherten Assimilate und die Stärke der Bewurzelung unter Voraussetzung der Möglichkeit der Nährsalzaufnahme sind für das Geschlecht bestimmend. Entfernt man auf einer frühen Entwicklungsstufe die obere Hälfte des Hauptsprosses und verhindert die Seitenzweige an der Entwicklung, so wird die oberste Achselinfloreszenz androgyn. Die Durchführung der Verletzung in einem noch jüngeren Stadium würde die Entstehung einer rein männlichen Achselinfloreszenz herbeigeführt haben. Störung der Assimilation, ununterbrochene Nährsalzzufuhr ändern die inneren Bedingungen. Jedoch läßt sich der Vorgang auch durch Korrelation erklären. Der oberste Achselsproß übernimmt die Funktion der Spitze, nachdem die inneren Hemmungen ausgeschaltet sind. Daß aber die Ernährungsbedingungen ausschlaggebend sind, läßt eine Versuchspflanze erkennen, bei der das Wurzelsystem verkleinert und die Achselsprosse beseitigt waren. Die Spitzeninfloreszenz wurde weiblich.

Blaringhem erzielte eine teilweise Vermännlichung einer Achselinfloreszenz durch Torsion der Hauptachse um 360°. Blaringhem nimmt an, daß durch besondere Eingriffe die Pflanze in einen Zustand des Irrewerdens gerät und dann abnorme Formen auf Grund vor-

handener Potenzen entstehen. Ich glaube, daß wir auch ohne diesen „Zustand“ auskommen. Im Experiment von Blaringhem ist der Zustrom der Nährsalze besonders stark, die Versorgung mit Assimilaten dagegen gehemmt.

Durch Gewächshauskultur wird die Protandrie verstärkt. Das Zeitintervall zwischen dem männlichen und weiblichen Stadium wird vergrößert. In sehr vielen Fällen kommen die Kolben gar nicht zur Entfaltung. Alle Autoren geben für den Mais Protandrie an, nur Kerner allein Protogynie. Ich nehme an, daß Kerner Pflanzen beobachtete, die eine sehr geringe Nährsalzzufuhr besaßen; sei es, daß sie sehr trocken, sei es, daß sie auf einem außerordentlich geringwertigen Boden standen. Im Experiment läßt sich Protogynie und Protandrie durch die Wahl der Außenbedingungen erzielen.

Daß für das Gelingen der Versuche der richtige Zeitpunkt gewählt werden muß, ein zu spätes Eingreifen erfolglos bleiben muß, da die Entwicklung nicht mehr abgeändert oder gehemmt werden kann, ist selbverständlich. Ebenso muß man mit einer verschiedenen Plastizität der Maisrassen rechnen. Übereinstimmend lassen auch diese Versuche den Einfluß der Bedingungskomplexe des Bodens und der Luft einwandfrei erkennen.

V. Androgynie als Atavismus.

Iltis glaubte die Androgynie als einen Atavismus auffassen zu müssen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir in den Pflanzen mit androgynen Infloreszenzen eine Form vor uns haben, die ein unseren theoretischen Forderungen entsprechendes phylogenetisches Stadium der Maispflanze darstellt. Denn mit Recht nehmen wir wohl an, daß die Urform des Maises einen zwitterigen Endstand besaß, aus dem sich die androgyne Terminalinfloreszenz entwickelte. Aus dieser ging dann, von allen Zwischenformen abgesehen, durch räumliche Scheidung die heutige Form hervor. Die ursprüngliche Zweizeiligkeit der Hauptachse ging in Mehrzeiligkeit über. So kann man mithin bei der androgynen Infloreszenz mit gewissem Recht von einem Rückschlag sprechen. Iltis nimmt an, daß latente Potenzen existieren, die unter besonderen Verhältnissen aktiv werden. Alle nicht in die Erscheinung tretenden Potenzen als atavistische aufzufassen, scheint mir nicht zulässig; denn es gibt gewisse Potenzen, die noch nie wahrgenommen wurden, da sie unter Einflüssen zur Entfaltung kommen, die bis jetzt noch niemals — weder in der Natur noch im Experiment — eingewirkt haben. Bei der Deutung von Modifikationen als Atavismen, als phylogenetische Reminiszenzen

muß man meines Erachtens sehr vorsichtig sein. Kombinationsatavismen und Mutationsatavismen ist vielleicht ein etwas größerer Wert beizumessen. Gräbner scheint es gelungen zu sein, aus stark heterozygotischem Material Homozygoten gezüchtet zu haben, die nur noch androgyne Blütenstände ausbilden. Man könnte von Isolierung einer atavistischen Form sprechen. Allerdings scheinen die Versuche nicht zu Ende geführt worden zu sein.

Es ist hier auch die Stelle, kurz darauf hinzuweisen, daß die Auffassung des weiblichen Kolbens als Verwachsungsprodukt von Seitenästen sich nicht aufrecht erhalten läßt. Alle für diese Deutung angeführten Gründe sind nicht stichhaltig. Die Auflösung des Kolbens in Seitenäste, die ab und zu beobachtet werden kann, spricht ebenfalls nicht für die Auffassung von Harshberger, Schumann und Schellenberg-Kirchner; denn sie ist durch Wachstumshemmung bzw. Zerstörung des Hauptvegetationspunktes und durch nachträgliches Heranwachsen der Seitenäste herbeigeführt. Durch Störung der Korrelationen wird diese Mißbildung erzeugt. Im Experiment läßt sich das leicht zeigen. Mir scheinen die androgynen Infloreszenzen ein sicherer Beweis für die Annahme, daß der Kolben, wie schon Goebel auseinandersetzte, als Hauptachse mit verkümmerten Seitenachsen zu deuten ist. Rispenspindel und Kolben sind homologe Gebilde.

Von Iltis wurde auch die Ansicht vertreten, daß die Androgynie im ursächlichen Zusammenhang mit dem Erreger des Maisbrandes, Ustilago Maydis, stünde. Da in allen von mir beobachteten Fällen nie Maisbrand auftrat, kann die Ustilagoinfektion nicht als Veranlassung der Androgynie gelten. Androgyne Formen stellen durch Ernährungseinflüsse bedingte Modifikationen dar.

VI. Die Zweckmäßigkeit der Reaktionen?

Werth, der, wie schon erwähnt, nur eine Verweiblichung der Maispflanze beobachten konnte, bezweifelt eine Lösung der Frage auf rein mechanistischem Wege und begnügt sich mit der Feststellung, daß das Verhalten ökologisch verständlich ist. Den Pollen könne die Pflanze von einer anderen Pflanze entlehnen, die Samenanlage aber nicht. Ist dieses Verhalten ganz abgesehen davon, daß eine extreme Hungerpflanze auch vermännlicht werden kann, wirklich so zweckmäßig? Selbstbestäubende Zwitterblüten würden entschieden von größerem Nutzen sein. Die Unzweckmäßigkeit, Zwitterblüten anzulegen und dann nur ein Geschlecht zu entwickeln, ist doch nicht von der Hand zu weisen. Schädlich wird Inzestzucht erst nach einer Anzahl von Generationen.

Am zweckmäßigsten wären kleistogame Blüten. Durch Kleistogamie wäre bei größter Stoffersparnis und größter Sicherheit die größte Samenzahl gewährleistet. Bedenken wir aber nun, daß eine Vermännlichung wie eine Verweiblichung der Maispflanze möglich ist, so vermögen wir der Auffassung vom zweckmäßigen Reagieren uns nicht anzuschließen. Und gehen wir alle konstatierten Reaktionen einmal durch, so werden wir bei vielen keinen Nutzen und bei manchen sogar unter Umständen einen Schaden feststellen können. Es gibt nutzlose Reaktionen, die dem Individuum nicht schädlich sind, im Organismenreich in Fülle. Da im Laufe der Phylogenie Pflanzen mit schädlichen Reaktionen der Vernichtung anheimfielen, sind solche mit unschädlichen und mehr oder weniger nützlichen Reaktionen übriggeblieben. Da eine große Anzahl von Bedingungen im Experiment gewählt werden können, die in der freien Natur niemals auftreten, so ist es nicht zu verwundern, daß wir unter Umständen völlig unzweckmäßige Reaktionen finden. Ein den Zwecken dienstbares Reagieren gibt es nicht. Nach streng kausalen Gesetzen läuft das Geschehen ab. Jedes Lebewesen muß so auf die äußeren Einflüsse reagieren, wie es vermöge den ihm eigenen Potenzen reagieren muß. Für jede bestimmte Faktorenzusammenstellung gibt es nur eine Reaktion. Eine absolute Zweckmäßigkeit werden wir nie, eine relative in einer Anzahl von Fällen nachweisen. Die Frage nach dem Zweck können wir niemals objektiv entscheiden, da die Hauptfrage: Welches ist der Zweck der Lebewesen und der Dinge überhaupt? für uns wohl ein unlösbares Rätsel bleiben wird. Die Ursache des Geschehens läßt sich ermitteln, der Zweck nur annehmen. Die Wissenschaft vermag ihre Aufgabe, die Grenzen der Erkenntnis weiter hinauszurücken, nur durch mühsame, auf das Kausale gerichtete Forschungsarbeit zu lösen.

VII. Schlußbetrachtung.

Auf Grund von Freilandversuchen, bei denen sich nur eine geringe Zahl aller erdenklichen Kombinationen äußerer Faktoren realisieren läßt, ist die Bildung eines abschließenden Urteils über die Reaktionsmöglichkeiten eines Organismus nicht möglich. Der von Werth gezogene Schluß, daß es eine Vermännlichung beim Mais nicht gibt, ist nur innerhalb bestimmter Grenzen richtig. Durch die vorliegenden Versuchsergebnisse ist es zur Gewißheit geworden, daß auch eine Verweiblichung eintreten kann. Es scheint mir unberechtigt, an den Resultaten Goebels zu zweifeln. Die Maishungerpflanzen von Goebel standen unter dem Einfluß stark verringerter C-Assimilation

und relativ weniger stark beeinträchtigter Nährsalzaufnahme; die Bildung der männlichen und die Unterdrückung der weiblichen Blüten ist deshalb ohne weiteres verständlich.

Alle Versuche haben überzeugend gezeigt, daß das Geschlecht von den Außenfaktoren abhängig ist. Alle die Assimilation heraufsetzenden Faktoren begünstigen die Entwicklung der weiblichen, alle die Nährsalzaufnahme fördernde die der männlichen Blüten. Es handelt sich nicht um auslösende, sondern um trophische Reize. Bei einem bestimmten Zuckerüberschuß werden die männlichen, bei einem etwas höheren die weiblichen Blüten zur Entwicklung gebracht. Die Anlage der Blüte ist zwitterig; durch sehr frühes Unterdrücken eines Geschlechtes kann sie eingeschlechtig erscheinen. Der größere oder geringere Überschuß an organischen Stoffen wirkt nun nicht direkt auf die Meristeme ein. Wir müssen annehmen, daß bestimmte innere Sekrete, Hormone, bei bestimmten inneren Bedingungen gebildet werden. Je nach dem Verhältnis der organischen zu den anorganischen Substanzen werden Wuchshormone, männliche oder weibliche Geschlechtshormone erzeugt. So entstehen z. B. bei optimalem Zuckerüberschuß Reizstoffe, welche die weiblichen Geschlechtsorgane im Wachstum fördern. Eine definitive Lösung dieser schwierigen Fragen ist vorläufig nicht zu erwarten. Die Versuche sind fortzusetzen, damit wir der Lösung dieser Probleme näherkommen. Es muß unser Ziel sein, die Stoffe morphogenetischer Wirkung, die vegetativen und reproduktiven Hormone, sowie die Orte und die letzten Erreger der Sekretion zu ermitteln. Vielleicht sind sehr einfache, vielleicht aber auch ganz komplizierte Stoffe als Hormone tätig.

Die bisherigen Ergebnisse seien nochmals kurz zusammengefaßt. Der normale Entwicklungsgang einer Pflanze ist ein Spezialfall der zahlreichen Entwicklungsmöglichkeiten. Durch die Außenbedingungen wird eine dieser Möglichkeiten verwirklicht. In der Ontogenie ist die Höherentwicklung das Ergebnis intensiver C-Assimilation und verhältnismäßig geringer Nährsalzaufnahme. Das Verhältnis der C-Assimilate zu den Aschenbestandteilen ist entscheidend. Die Quantität der Blüten ist von der Baustoffmenge, die Qualität von der Größe des Stoffquotienten abhängig. Bei optimaler Größe dieses Quotienten werden die weiblichen, bei infraoptimaler die männlichen Blütenorgane entwickelt. Die Rhythmik der Blütenbildung ist modifizierbar. Das Zeitintervall zwischen männlichem und weiblichem Stadium wird durch Einschränkung der C-Assimilation verlängert, durch Nährsalzentzug verkürzt. Bei relativer Nährsalzarmut geht die Protandrie in Protogynie über. Die unter

gewöhnlichen Verhältnissen auftretende Monöcie geht bei Abänderung der Außenfaktoren in Polyöcie über. Alle erziehlten Mais-Formen stellen Modifikationen dar. Das Auftreten neuer Genotypen wurde durch die Außeneinflüsse nicht herbeigeführt. Die androgyne Infloreszenz ist eine durch Ernährungseinflüsse bewirkte Modifikation; eine direkte Abhängigkeit dieser Erscheinung von dem Maisbranderreger besteht nicht. Die Reaktionen können unter Berücksichtigung der der Pflanze zu Gebote stehenden Mittel nicht als zweckmäßig angesehen werden. Der Maiskolben ist morphologisch als Hauptachse mit verkümmerten Seitenachsen zu deuten. Für die Praxis bieten die Ergebnisse in bezug auf Züchtung und Anbau sowohl bei Korn- als auch bei Futtergewinnung beachtenswerte Hinweise.

Der Mitteilung liegen Versuche zugrunde, die in den Jahren 1920 und 1921 im Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Bonn-Poppelsdorf angestellt wurden[1]).

Literatur.

Benecke, W., Bot. Zeitung 1906, Jahrg. 64, II. Abt., Nr. 7, p. 6.
Blaringhem, O., Mutation et traumatismes . . . Paris 1908.
Correns, C., Jahrb. f. w. B. 1907, Bd. XLIV, p. 124ff. und 1908, Bd. XLV, p. 661ff.; Handw. d. Naturw. 1913, Bd. IV, p. 974ff.
Fischer, H., Flora 1905, Bd. XCIV, p. 478.
Goebel, K., Einleitung in die exp. Morph. 1908, p. 5ff. und 117ff. Daselbst die ältere Literatur. Biol. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, p. 695.
Graebner, P., Ber. d. D. bot. Ges. 1912, Jahrg. 33, p. 10ff.
Harshberger, J. W., Contr. f. t. Pensylvania botanical laboratory 1897, I, p. 77.
Iltis, H., Zeitschr. f. ind. Abst. u. Ver. 1911, Bd. V, p. 38ff.
Klebs, G., Flora. Neue Folge 1918, Bd. XI, p. 128. Daselbst die ältere Literatur.
Loew, O., Flora 1905, Bd. XCIV, p. 124.
Noll, F., Sitzber. d. Niederrh. G. f. Nat. u. Heilk., Jahrg. 1907, p. 3. Bonn.
Müller, K., Bot. Zeitung 1858, Jahrg. 16, Nr. 40, p. 217.
Flora 1921. Neue Folge Bd. XIV, p. 30ff. und p. 81.
Riede, W., Flora 1921. Neue Folge, Bd. XIV.
Schellenberg, H. C. und Kirchner, O. in Kirchner, Loew, Schröter, Lebensg. d. Bl. 1912, Lief. 15, p. 213.
Schumann, K., Festschr. f. Ascherson 1904, p. 137.
Werth, E., Mitt. d. Biol. Reichsanst. 1920, Heft 18, p. 11ff.

1) Auch die Birke scheint ein günstiges Objekt für Geschlechtsuntersuchungen zu sein. Einige Beobachtungen ergaben, daß Sonnenbäume fast rein ♀, Schattenbäume fast rein ♂ sind. Das Verhältnis der ♂ zu den ♀ Blüten nimmt nach der Spitze hin zugunsten der ♂ zu; die Geschlechtsverhältniszahl $\frac{♂}{♀}$ wird größer.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten.

Von **Raphael Bauer.**

Mit den Tafeln I—III.

Einleitung.

Die neueren Untersuchungen über Urticifloren [1]), Chenopodiaceen [2]), Caryophyllaceen [3]) und polyandrische Blüten [4]) ließen es wünschenswert erscheinen, auch den Blütenbau der Polygonaceen mit neuen Mitteln und ganz besonders nach den neuen Gesichtspunkten der heutigen Morphologie einer Neuuntersuchung zu unterziehen; denn es war zu erwarten, auf diesem Wege zu einer einheitlichen, befriedigenderen Erklärung der beträchtlichen morphologischen Verschiedenheiten in der Blütenstruktur dieser Familie zu kommen, als die bisher geltende es ist.

Mit der Bezeichnung „Polygonaceae" umgrenzt die Systematik eine Pflanzengruppe, die in ihrem Blütenbau zwei Haupttypen aufweist [5]): a) solche, die ein 5-zähliges Perigon, 8—5 Staubblätter und 3—2 Karpiden besitzen; dazu gehören die Eupolygoneae und Coccolobeae, wovon die erstere Tribus mit ca. 207 Arten die größte der ganzen Familie ist; b) Hexamerie in der Blütenhülle, 6- bzw. 9-Zahl im Androeceum und Trimerie im Gynoeceum: Rumiceae, Triplarideae, Eriogoneae, wenn letztere überhaupt den Polygonaceen zuzuzählen sind. Neben diesen beiden Haupttypen laufen noch Formen einher, die teils durch Meio-, teils durch Pleiomerie davon abweichen, so die Tribus Koenigieae,

---

1) Goebel, K. von, Über gepaarte Blattanl., in Flora, N. F. 1911, Bd. IV.

2) Cohn, F. M., Beitr. z. Kenntn. d. Chenopod., in Flora, N. F. 1913, Bd. VI.

3) Kraft, E., Experim. u. entwicklungsgesch. Unters. an Caryophyllaceenblüten, in Flora, N. F. 1917, Bd. IX.

4) Hirmer, M., Beitr. z. Morphol. d. polyandr. Blüten, in Flora, N. F. 1917, Bd. X.

5) Bentham et Hooker, Genera plantarum III, 1. Londini 1880.

eine Anzahl Vertreter der Tribusse Eupolygoneae, Rumiceae und Triplarideae.

Bisher hat man fast ausnahmslos nach dem Vorgang Payers[1] und Eichlers[2] eine Blüte mit dem Diagramm nach der Formel P 3 + 3 A 3 + 3 G 3 als Ausgangsform angesehen[3]; man legte also der morphologischen Deutung der Polygonaceenblüten die 3-Zahl zugrunde, oder, um Eichlers[2] Worte selber zu gebrauchen, „die Blüten der Polygonaceae sollen nach demselben Plane gebaut sein, wie beim Gros der Monokotylen, bald 3-, bald 2-zählig, oft auch in Vermittlung von 2- und 3-Zahl nach $^2/_5$". Wenn auch einige Repräsentanten der Familie in dem einen oder anderen Punkt „Monokotylenmerkmale" aufweisen — Gefäßbündelanordnung, marginale Verwachsung der Kotylstiele bei Pol. bistorta und Pol. sphaerostachyum, auch habituelle Änlichkeit mit den Dioscoraceen[4] — so ist doch zunächst kein Grund vorhanden, gegen die natürlichere Annahme, daß die Polygonaceenblüten nicht auch wie die der anderen Dikotylen vom pentameren Typ abzuleiten sind; allerdings müßte dann das Diagramm anders konstruiert werden, als dies seit Payer und Eichler in den meisten Handbüchern geschieht.

Von den heute noch lebenden Formen der Polygonaceen gibt die Hauptgattung Polygonum am meisten Fingerzeige dafür, wie die Genesis der mannigfaltigen Blütenstruktur der Familie zu denken ist. Sie hat in allen Erdteilen Vertreter und zeigt die Familienmerkmale am ausgeprägtesten. Die einzelnen Arten variieren hier zum Teil so sehr, daß die Varianten fast alle Stellungs- und Zahlenverhältnisse darstellen, die in der Familie überhaupt beobachtet werden, worauf auch schon von Trail[5] hingewiesen wird. Große Variationsbreite haben u. a. Pol. bistorta, Pol. polystachyum, Pol. aviculare, Pol. lapathifolium, Pol.

---

1) Payer, J. B., Traité d'Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
2) Eichler, A. W., Blütendiagramme. Leipzig 1875/78.
3) Baillon, Histoire des Plantes, XI. Paris 1892.
Groß, H., Beitr. z. Kenntn. d. Polygonaceen. Diss., in Englers Bot. Jahrb. 1912, Bd. XLIX.
Pax, F., Allg. Morphologie d. Pflanzen. Stuttgart 1890.
Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, Lehrb. d. Botanik, [14]. Jena 1919.
Warming, E., Handb. d. syst. Botanik, [3]. Berlin 1911.
Wettstein, R., Handb. d. syst. Botanik, [2]. Leipzig u. Wien 1911.
4) Sueßenguth, K., Beitr. z. Frage d. syst. Anschlusses d. Monokotylen. Diss., in Beih. z. bot. Zentralbl. 1920, Bd. XXXVIII, 2.
5) Trail, J. W. H., Preliminary notes on Floral Deviations in some Species of Polygonum, in Report of the British Ass. 1896.

Persicaria usw. Man vergleiche die Diagramme von Groß[1]), wobei ich jedoch bemerken muß, daß dieselben hinsichtlich der Orientierung zur Abstammungsachse und des Grundrisses zu korrigieren sind.

Von der Gattung Polygonum hat darum die Untersuchung auszugehen. Es wird dabei zu zeigen sein, daß Dédoublement in keinem Falle vorliegt, daß vielmehr in den Stellungs- und Zahlenverhältnissen bei den Polygonaceenblüten nach Goebel[2]) nur die Gesamtsymmetrie zum Ausdruck kommt, die hinwieder auf Verschiedenheiten in den Ernährungsverhältnissen zurückgeführt werden muß.

Methode der Untersuchung.

Zunächst möge noch die Methode der Untersuchung Erwähnung finden. Der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung bieten die Polygonaceenblüten große Schwierigkeiten, einmal wegen der Kleinheit der ersten Anlagen, deren größter Durchmesser oft nur 60—70 Mikra beträgt, dann ganz besonders wegen der tutenartigen Verwachsung der Vorblätter, die die Blüten vollständig umhüllen, so daß man von den letzteren kein deutliches Bild bekommt, wenn erstere nicht entfernt werden. Dabei ist besonders darauf zu achten, daß nicht durch Druck künstliche Vertiefungen erzeugt und vorhandene Organanlagen verändert werden. Die Infloreszenzen werden in Alkohol fixiert, dann mit Kalilauge und Eau de Javelle gebleicht. In Glyzerin wird dann das Material ganz durchsichtig. In Glyzerin muß auch unter beständiger Anwendung von Farben, am besten Ehrlichs Hämatoxylin, präpariert werden. Von da werden die erhaltenen Entwicklungsstadien in Glyzeringelatine nach Kaiser gebracht und in der gewünschten Stellung fixiert. Es lassen sich auf diese Weise die Präparate monate-, ja selbt jahrelang aufbewahren und immer wieder zum Vergleiche heranziehen.

Vergleichende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.

Für die Untersuchung konnte wegen der Unmöglichkeit mit dem feindlichen Ausland in Verbindung zu treten, Material nicht in dem Umfang beschafft werden, wie es wünschenswert gewesen wäre. Herbarmaterial aus den Sammlungen in Berlin, Kopenhagen, Leipzig und

---

1) Groß, H., l. c.

2) Goebel, K. von, Über Symmetrieverhältnisse in Blüten, in Wiesner, Festschrift. Wien 1908.
— Organographie d. Pflanzen, ², I. Jena 1920.
— Entfaltungsbewegungen d. Pflanzen. Jena 1920.

München war entweder zu alt, oder es war zu einer Zeit gesammelt, in der keine jungen Stadien mehr vorhanden waren.

I. Polygonum und Antigonum Leptopus (Tafel I, Fig. 1—14; Tafel II, Fig. 15—21).

Die Infloreszenzen der Gattung Polygonum bestehen aus mehr oder minder kompliziert gebauten Wickeltrauben; die Wickeln stehen in den Achseln von Brakteen, die alle Übergänge aufweisen vom normalen Laubblatt bis zum trockenhäutigen Hochblatt und meist die Divergenz $^2/_5$, seltener $^5/_8$ haben. In der Achsel eines solchen Tragblattes erhebt sich bald nach dessen Anlegung ein transversal gestrecktes Blütenprimordium (Fig. 7), an dessen beiden Polen alsbald in sehr kleinen Zeitintervallen zwei Vorblattanlagen sich bilden (Fig. 13 α, β). Da die Blüten, wie schon erwähnt, in Wickeln stehen und antidrom sind, steht das α-Vorblatt bald rechts, bald links (Fig. 8; die Vorblätter sind der Übersicht halber nur durch Buchstaben angedeutet). Die Vorblattanlagen verbreitern sich und verwachsen schließlich mit ihren Rändern, Nun werden die Vorblätter an ihrer Basis gemeinsam emporgehoben und so zu einem tutenartigen Gebilde, das die ganze Blüte — die inzwischen die meisten Organe auf noch zu beschreibender Weise angelegt hat — samt der Tochterblüte einhüllt (Fig. 2, 2a, 2b, 11).

In der Achsel des β-Vorblattes erhebt sich nun, etwas schräg nach vorne, eine neue Blütenanlage, deren Längsachse mit der der Mutterblüte einen stumpfen Winkel bildet (Fig. 1 *Bl* die Vorblätter sind wegpräpariert). Nun erst wird der neuen Blütenanlage gegenüber das erste Perigonblatt P_1 (Fig. 2, 2a, 2b) angelegt. Es fällt also P_1 nahezu über α; nur bei Pol. orientale fand ich es etwas mehr nach vorne verschoben (Fig. 9) und diese Verschiebung wird im Laufe der Entwicklung bedeutender (Fig. 11), ist aber nicht primär. Wenn nur das β-Vorblatt entwickelt, das α-Vorblatt dagegen unterdrückt wäre, gestaltete sich der Blütenanschluß bei den Polygonaceen analog der Eichlerschen Fig. 10 *A* [1]). Es wurden aber deutlich zwei Vorblattanlagen festgestellt. Auf diese Art des Anschlusses läßt sich keines der Eichlerschen Schemata anwenden, was mit den Verhältnissen am Blütenvegetationspunkt zusammenhängt, worauf später zurückzukommen sein wird.

Gegenüber dem ersten Perigonblatt, etwas schräg nach hinten, rechts bzw. von links der neuen Blütenanlage entsteht das zweite Perigon-

---

1) Eichler, A. W., l. c.

blatt P_2 (Fig. 3), dem rasch aufeinander, so daß die einzelnen Stadien schwer zu finden sind, in spiraliger Anordnung nach $^2/_5$ Divergenz die übrigen drei Perigonblätter folgen (Fig. 4, 5). Die Blüte kann nun mit einem Dreieck umschrieben werden, dessen Ecken durch P_1, P_2 und P_3 bestimmt sind und dessen Seite P_1, P_2 immer der Abstammungsachse zugekehrt ist, die ebenfalls dreieckigen Querschnitt hat (Fig. 5, 8, 6, 19, 20, 21). Der für das Androeceum und Gynoeceum nach Anlegung der fünf Blütenhüllblätter noch verfügbare Raum des Blütenbodens hat im optischen Querschnitt die Form eines unregelmäßigen Fünfecks (Fig. 5), an dessen Ecken die fünf äußeren Staubblätter angelegt werden, die infolge der noch zu erörternden Symmetrieverhältnisse nicht deutlich die spiralige Anlegungsfolge einhalten, vielmehr fast simultan entstehen. Von den inneren Staubblättern wird zuerst das über P_4 stehende angelegt, dann das über P_3 und zuletzt das über P_5 (Fig. 6 *St*). Die drei Karpiden, die mit dem inneren Staubblattkreis alternieren, entstehen simultan — wenigstens war es nicht möglich, zeitliche Unterschiede festzustellen — und mit ihnen das Ovulum, das vollständig basal inseriert ist. Die Fruchtblätter verwachsen mit ihren Rändern; die Griffel oder wo sie verwachsen bzw. überhaupt nicht ausgebildet werden, die Narben entsprechen der Mitte der Fruchtblätter. Die Blütenachse wird vom Gynoeceum bei zwitterigen Blüten vollständig aufgebraucht. Ganz ebenso verläuft die Blütenentwicklung bei allen Blüten der Familie mit der Formel $P_5\,A\,5 + 3\,G\,3$.

Antigonum leptopus, das zu untersuchen ich Gelegenheit hatte, weil es in den Häusern des Münchener Gartens kultiviert wird, hat die gleiche Norm der Blütenentwicklung. Die Anlegungsfolge der Perigonblätter läßt sich noch längere Zeit feststellen an den deutlichen Größenunterschieden, die sich im weiteren Verlauf der Entwicklung mehr und mehr ausgleichen. Die drei Stamina des inneren Kreises werden deutlich höher angelegt als die äußeren. Jedoch wird die Insertionszone der beiden Staubblattkreise durch interkalares Wachstum gehoben, so daß die sämtlichen Staubblätter schließlich in gleicher Höhe auf einem gemeinsamen Ringwall stehen, der den Fruchtknoten an seiner Basis umgibt.

Der Typ der im Androeceum 8-zähligen Polygonaceenblüten hat also einen 5-zähligen Perigonblattkreis, mit diesem steht in Alternanz ein pentamerer äußerer Staminalkreis, auf diesen folgt ein nicht alternierender 3-zähliger innerer Staubblattkreis und ein mit diesem alternierender trimerer Karpidenkreis. Eine solche Blüte läßt sich nie durch eine Ebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften teilen, wie man nach

dem Eichlerschen[1]) Diagrammen annehmen möchte, sondern die Blüten sind asymmetrisch, wenn auch ihre Organanlage im großen und ganzen noch spiralig nach $^2/_5$ erfolgt. Diese Asymmetrie muß aber auch in den Diagrammen zum Ausdruck kommen, wenn anders sie für die morphologische Deutung einen Wert haben sollen.

Diese Ergebnisse stimmen zunächst nicht überein mit denen Payers[2]). Er leitet die Polygonumblüte von der Rheumblüte ab, indem er annimmt, daß ein Sepalum, das seinen Platz zwischen P_3 und P_5 haben müßte, zu einem Vorblatt, dem β-Vorblatt, geworden ist, und das Stamen, das wie die übrigen des äußeren Kreises, ursprünglich dédoubliert gewesen sein soll, infolge des dadurch eingetretenen Platzmangels einfach geblieben sei. Er spricht von einer regressiven Metamorphose. Die Polygonumblüte bestünde demnach aus fünf Kreisen: einem doppelten — äußeren 2-zähligen (P_1 und P_2) und inneren 3-zähligen (P_3, P_4, P_5) — Perigonblattkreis, einem äußeren, scheinbar pentameren, in Wirklichkeit aber trimeren, episepalen und einem mit diesem alternierenden inneren trimeren epipetalen Staminalkreis und schließlich einem wieder mit dem letzteren in Alternanz stehenden Karpidenkreis. Die 5-Zahl soll durch Dédoublement je eines ursprünglich vor P_1 und P_2 nur in 1-Zahl vorhanden gewesenen Stamens entstanden sein.

Die Payersche Annahme, daß die 5-Zahl im Perigon aus dem Rheumdiagramm dadurch entsteht, daß ein Tepalum durch tiefere Insertion zu einem Vorblatt wird, ist, wie Groß[3]) treffend hervorhebt, schon durch die Tatsache widerlegt, daß bei Auftreten der 6-Zahl die beiden Vorblätter erhalten bleiben und daß bei den Coccoloboiden trotz der Hexamerie einzelner Gruppen ebenfalls zwei Vorblätter vorhanden sind. Das Dédoublement betreffend aber weist schon Čelakovsky[4]) darauf hin, daß die Payerschen Figuren Pl. 64[5]) mit dem Texte in Widerspruch stünden, während Groß[3]) „an der Richtigkeit der im Texte gemachten Angaben auf Grund einer Nachuntersuchung an Bistorta vulgaris Hill. nicht zweifeln möchte". Es findet sich aber in seiner Arbeit keine Zeichnung, mit der er seine Behauptung belegen könnte. Nun habe ich weder bei Pol. bistorta L., noch bei einer anderen Spezies

---

1) Eichler, A. W., l. c.

2) Payer, J. B., l. c.

3) Groß, H., l. c.

4) Čelakovsky, L. J., Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie, in Sitz.-Ber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss., math.-nat. Kl. Prag 1894

5) Payer, J. B., l. c.

Dédoublement evident gefunden. Die Staubblattanlagen alternieren auch bei den Payerschen Figuren sehr gut mit den Sepalen. Daß sie scheinbar paarweise zusammengerückt sind, erklärt sich aus den Verhältnissen am Blütenvegetationspunkt. Die Sektoren vor P_1 und P_2 (Fig. 17), die die anderen Perigonblätter weitaus an Größe übertreffen, sind offenbar die besser genährten — die Blüte hat pleurotrophe Tendenz[1]). Das hat zur Folge, daß sich einerseits auch zwei Karpiden unter allen Umständen in die Richtung P_1—P_2 einzustellen suchen — das dritte Fruchtblatt steht vor dem Stamen, das zwischen P_3 und P_5 seinen Platz hat — und daß ferner die größte Dimension der Blüte die Entfernung P_1—P_2 ist (Fig. 17). Dadurch kommt der schon hervorgehobene unregelmäßig dreieckige dorsiventrale Blütengrundriß zustande, der das paarweise Zusammenrücken der vier diesen Sektoren angrenzenden und daher in ihrem Wirkungsbereich liegenden Stamina bedingt und auch in der Reihenfolge ihrer Anlage beeinflußt. Die pleurotrophe Tendenz ist die zäheste von allen, die sich in der Phylogenie der Familie geltend machen.

Diese Erklärung, die sich an Goebel[1]) anlehnt, läßt zwar auch die Frage nach den inneren Ursachen dieser Verschiedenheit in der Ernährung offen, ist aber eine befriedigendere als die durch Heranziehung eines unbewiesenen Dédoublement möglich gedachte gewaltsame Einordnung in das Schema der 3-Zahl, und läßt, was die Hauptsache ist, eine zwanglose Erklärung des so variabeln Polygonaceendiagramms zu.

Eichler[2]) gibt für das Perigon spiralige Anordnung nach $^2/_5$ an; von da ab sollen alle Kreise 3-zählig sein, der äußere Staminalkreis auf Grund des Payerschen Dédoublement; es soll derselbe „den Übergang bilden, zwischen einem gespaltenen 2- und einem gespaltenen 3-zähligen Kreis". Dieser Theorie werden jedoch durch obige Ausführungen die Grundlagen entzogen.

Neuerdings hat Groß[3]) den Blütenbau der Polygonaceen aufs neue untersucht und schreibt zusammenfassend: „Die Blüten aller Polygonaceen sind zyklisch gebaut, homoiochlamydeisch, im Perianth dizyklisch, trimer oder durch Abort eines äußeren Perianthblattes pseudopentamer,

---

1) Goebel, K. von, Organographie der Pflanzen [1], I. Jena 1913.
— Über Symmetrieverhältnisse in Blüten, in Wiesner, Festschrift. Wien 1908.
— Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.
— l. c.

2) Eichler, A. W., l. c.

3) Groß, H., l. c.

diplostemon, im Androeceum und Gynoeceum trimer, seltener dimer bei gleichzeitiger Dimerie des Perianths. Ganz besonders hervorzuheben ist der Umstand, daß das Perianth der Polygonaceen 2-kreisig ist."

„Von besonderem Interesse ist der Umstand, daß ein so fest gefügter Bauplan, wie es der trimere im allgemeinen zweifelsohne ist, in den bei Dikotylen vorherrschenden 5-zähligen — pentamer im weitesten Sinne, also auch sogenannte 2 + 3-Zähligkeit, übergeht." Groß übernimmt kritiklos die Payerschen Angaben und geht infolgedessen von unrichtigen Voraussetzungen aus. Wenn er angibt, an Bistorta vulgaris Hill. dieselben nachgeprüft zu haben, so liefern seine offenbar nur von fertigen Blüten abgenommenen, ganz schematischen Diagramme, die noch dazu den Tatsachen Gewalt antun, keinen Beweis dafür. Daß das Perianth der Polygonaceen nicht 2-kreisig, sondern azyklisch ist, haben vorstehende Untersuchungen zur Genüge gezeigt.

Zu ganz anderen Ergebnissen kommt Schumann[1]). Nach ihm wird nur ein Vorblatt gebildet. Nun bemerkt er aber p. 328: „In der Regel wird aus dem zweiten Blatt des Hauptprimordiums das erste Kelchblatt der Primanblüte. Nur in seltenen Fällen beobachtete ich, daß auch in seiner Achsel ein Blütenprimordium hervorgebracht wird." Dadurch liefert Schumann selbst den Beweis, daß es sich hier nicht um das erste Perigonblatt handeln kann, sondern um ein Vorblatt, das α-Vorblatt, das eben bei genügendem Vorhandensein von Baustoffen fertil werden kann, wodurch eine dichasiale Verzweigung wie bei Rheum und Rumex eingeleitet wird, die sich aber in Wickeln fortsetzt. Solche fertile α-Vorblätter traf ich bei Pol. polystachyum, Pol. bistorta L., Pol. orientale L und Pol. Virginianum L. Es waren die Ausgangsblüten immer gut genährt, was daraus hervorgeht, daß sie durch ihre Größe von den anderen Blüten derselben Pflanze abstachen; bei Pol. orientale war dieselbe sogar einmal im Perigon- und äußeren Staubblattkreis 7-zählig (Fig. 12; die Vorblätter sind nur mit α und β angedeutet). Daß dieser letztere Einzelfall mit der Dédoublement-Theorie nicht erklärt werden kann, möge nur nebenbei erwähnt werden.

Sodann sollen nach Schumann die Blütenorgane bei den Polygonaceen in absteigender Reihenfolge angelegt werden. Auf zwei axoskope Blütenhüllblätter P_1 und P_2 folgt zunächst das über P_4[2]) stehende, dem inneren Kreise angehörende Stamen, sodann unterhalb des letzteren P_4. Sehr bald entstehen vor P_1 und P_2 Wülste, die später in je

1) Schumann, K., Neue Untersuchungen üb. d. Blütenanschluß. Leipzig 1890.
2) P_4 ist nach Schumann also P_3.

zwei Kalotten zerfallen, also dédoublieren; vorne erscheint erst P_3 als genetisch viertes Perigonblatt und über ihm wieder ein querer Wulst, der durch Teilung abermals zwei Kalotten aus sich erzeugt, das mit P_3 und P_5 alternierende Stamen und das vor P_3 stehende des inneren Staminalkreises. Zuletzt entsteht P_5 und über ihm das letzte Stamen des inneren Kreises. Ausgenommen die Befunde betreffend die Orientierung der Blüte zur Abstammungsachse, die mit den meinigen übereinstimmen, konnte ich trotz oftmaligen Nachprüfens für die Angaben Schumanns keine Bestätigung finden, vollends nicht für das Entstehen der erwähnten beiden Stamina des äußeren und des inneren Staubblattkreises aus einem gemeinsamen Primordium. Stadien, wie seine Figuren Taf. VII, 29 und 30 darstellen, habe ich niemals gesehen.

Čelakovsky[1]) nimmt echte 6- bezw. 5-Zähligkeit im Perigonblatt- und ersten Staminalkreis an und kommt zu diesem Ergebnis durch die Postulierung eines negativen Dédoublement, das bewirkt wird durch die Tendenz zur 3-Zähligkeit in der ersten Anlage der Blüten. Es wollen sich 3-zählige Quirle statt des 5-zähligen bilden und bei den tetrameren Blüten dimere Quirle statt des 4-zähligen; daher das paarweise Zusammenrücken im ersten Entwicklungsstadium. Der erste Staminalkreis ist nur einem 3-zähligen Kreise genähert, nicht aber aus ihm durch positives Dédoublement entstanden. Das Dédoublement ist vielmehr, wie überall, auch bei den Polygonaceen ein negatives; weil der 5-zählige Perigonkreis durch Schwinden eines Gliedes ein komplexer ist, müssen auch im 6-zähligen Staminalquirl die über diesem geschwundenen Perigonblatt gelegenen zwei Glieder sich vereinigen oder in eins zusammenziehen. Dadurch wird die Alternanz etwas gestört, was zumal dann geschieht, wenn der zweite Staminalkreis und der Karpidenkreis trimer auftreten. Überdies will Čelakovsky die beiden Staubblattkreise in einen nach $^3/_8$ gebildeten Zyklus zusammenfassen.

Dazu ist zunächst zu bemerken, daß nach Goebel[2]) der innere Staubblatt- und der Karpidenkreis mit den übrigen Blütenorganen gar nicht alternieren müssen, wie unten noch zu zeigen sein wird. Es dürfen

---

1) Čelakovsky, L. J., Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie, Sitz.-Ber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss. math. nat. Kl. Prag 1894.
— Über den phylogenetischen Entwicklungsgang d. Blüte u. über d. Ursprung d. Blumenkrone, in Sitz.-Ber. usw. Prag 1896, 1900.
— Über 8zähl. Zykl. pentam. veranlagt. Blüten, in Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. XXXIII.

2) Goebel, K. von, l. c.

ferner die gleichen phylogenetisch gedachten Vorgänge nicht unter allen Umständen in die Ontogenese aller Blüten hineingedeutet werden, wie Čelakovsky dies tut; vielmehr hat sich die Morphologie in erster Linie an die Tatsachen der Einzelentwicklung zu halten. Diese bieten aber bei den Polygonaceen für die Annahme eines negativen Dédoublement keinen Anhaltspunkt. Goebel[1]) weist darauf hin, daß Blütensprosse durch die Begrenztheit ihres Wachstums prinzipiell von vegetativen Sprossen verschieden sind, daß sie vielmehr geschlossene Systeme sind, die die verschiedensten Entwicklungsmöglichkeiten zulassen, von denen das negative Dédoublement, wenn es mit Reduktion gleichbedeutend ist — ein negatives Dédoublement als solches gibt es nicht —, nur eine der vielen möglichen darstellt. Maßgebend ist immer die einzelnen Organen oder ganzen Organkomplexen zur Verfügung stehende Menge von Baustoffen. Diese können sich aus bisher unbekannten Gründen gleichmäßig verteilen, wodurch radiäre Blüten entstehen; es können aber auch einzelne Sektoren bevorzugt oder benachteiligt werden, wodurch dann asymetrische, dorsiventrale Blüten entstehen. Das läßt sich Schritt für Schritt bei den Polygonaceenblüten verfolgen.

Ein bei den Polygonaceen in der Versorgung mit Baustoffen bevorzugter Organkomplex ist der Fruchtknoten und der innere Staminalkreis. Goebel hat als erster in der ersten Auflage seiner Organographie die Vermutung ausgesprochen, daß bei Cucurbita die 3-Zahl der Staubblätter in Beziehung zur 3-Zahl der Fruchtblätter stehen könnte. Hirmer[2]) hat dann diese Beziehung für die trigynen Hypericum- und Cistaceen-Arten dargetan und Goebel[3]) neuerdings für die Tropaeolumblüte. Bei den Polygonaceen ist, wo ein 3-zähliger Fruchtknoten gebildet wird, auch ein 3-zähliger, mit diesem alternierender innerer Staminalkreis vorhanden, der sich bei der Gattung Polygonum — ausgenommen Pol. Hydropiper — sogar durch extrorse Antheren ausgezeichnet, während die des äußeren Kreises intrors sind. Diese Verschiedenheit ist erst eine nachträglich gewordene, die bei der Anlage noch nicht vorhanden ist, und zwar ist sie in letzter Linie hervorgerufen durch stärkeres Wachstum der Außen- resp. Innenseite des Konnektivs. Eine Ursache für diese auffallende Tatsache kann nicht angegeben werden, wie auch für die Lauraceen, wo ähnliche Ver-

---

1) Goebel, K. von, Organographie der Pflanzen [1], I. Jena 1898/1901.

2) Hirmer, M., Beitr. z. Morphologie d. polyandr. Blüten, in Flora, N. F. 1917, Bd. X.

3) Goebel, K. von, Entfaltungsbew. d. Pflanzen. Jena 1920.

hältnisse obwalten, ein Erklärungsversuch meines Wissens bisher nicht vorliegt. Vom teleologischen Standpunkt aus ist es für den Vorgang der Verstäubung belanglos, ob die Thecae mehr nach außen oder nach innen gewendet sind. Der Effekt bleibt in beiden Fällen der gleiche, mag Wind- oder Insekten- oder Selbstbestäubung für die betreffende Blüte das Normale sein. Diese drei Stamina stehen in Bezug auf das Perigon vor P_5, P_4 und das dritte vor P_3, aber etwas gegen P_1 verschoben. Im übrigen sind jedoch diese drei Staubblätter gegenüber den anderen die besser ernährten, was daraus hervorgeht, daß sie, obwohl zuletzt angelegt, länger und stärker werden und auch zuerst stäuben. Sie nehmen gleichsam teil an den Baumaterialien, die das Gynoeceum an sich zieht. Wenn nun der Fruchtknoten dimer wird, fällt auch in der Regel ein Staubblatt des inneren Kreises aus, und zwar das schief vor P_3 stehende (Fig. 15, *II*). Daraus kann man schließen, daß auch das nach vorn stehende Karpell abortiert. Bei Pol. orientale ist dasselbe zuweilen noch angelegt, aber es verkümmert später; normal wird es überhaupt nicht mehr angelegt (Fig. 10 u. 11). Die gleichen Verhältnisse finden sich bei Pol. aviculare, wenn das Gynoceum 2-zählig wird. Da der Blütenvegetationspunkt ein geschlossenes System bildet, kann der Abort auch über P_5 eintreten, wie ein Einzelfall von Pol. bistorta gezeigt hat. Es können aber aus dem gleichen Grunde auch mehr als drei Staubblätter auftreten, wie ein Fall von Pol. equisetiforme zeigt, das ohnehin sehr zu Pleiomerie neigt (Fig. 14). Es waren hier im inneren Kreis vier wohl ausgebildete Stamina vorhanden, bei denen die Basis der Filamente stark verbreitert war. Die Reduktion des inneren Staminalkreises geht aber noch weiter. Bei den letzten Blüten der Wickel am Ende der Blütezeit war derselbe bei Pol. lapathifolium und Pol. Persicaria vielfach ganz geschwunden; und wenn, wie bei Pol. amphibium, die Blüte durch Ablast des Gynoeceums zur Diklinie neigt, schwindet auch der innere Staminalkreis vollständig, selbst wenn ein Fruchtknoten noch ausgebildet wird. An Pol. viviparum, bei dem nach Schulz gynomonözische und gynodiözische Blüten vorkommen sollen, fand ich keine Reduktion im inneren Staminalkreis. Wegen tauben Pollens sind aber die Blüten gewöhnlich unfruchtbar; die Samenanlage hingegen scheint nach von mir angefertigten Mikrotomschnitten normal zu sein. Die Fruchtknotenadaption des inneren Staminalkreises kann so ausgeprägt sein, daß derselbe noch bleibt, während der äußere

1) Hunger, E. H., Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung d. Apogamie bei denselben. Bautzen 1887.

2) Nach Knuth, P., Handb. d. Blütenbiologie, Bd. II, 2. Leipzig 1899.

bis auf zwei Glieder schwindet. Solche Diagramme konnte ich mehrere feststellen an einer Standortsvarietät von Pol. aviculare, die in Lochhausen auf ganz ausgetrocknetem, kiesigem Boden ein kümmerliches Dasein fristete. Wahrscheinlich handelte es sich um Pol. aviculare f. neglectum (Bess.). Vor P_1 und P_2 (Fig. 15 *I*), also an den geförderten Flanken, stand nur mehr je ein Staubblatt, die drei inneren waren vollzählig vorhanden. Die winzigen Blüten — die Entfernung von $P_1 - P_2$ betrug in aufgeblütem Zustand nur 1,5 mm — waren trotz der starken Reduktion im Androeceum fruchtbar, was weiter nicht verwunderlich ist, da die Bestäubung hauptsächlich durch die inneren Antheren erfolgt, die sich über die Narben neigen. Auch war ziemlich reiche Nektarabsonderung festzustellen, entgegen den Angaben von Knuth[1]), und bei Vornahme der Zuckerreaktion mit Fehlingscher Lösung erfolgte immer ein deutlicher Niederschlag von Kupferoxydul. Auch bei Pol. Persicaria und Pol. lapathifolium fand ich bei Öffnung kleistogamer Blüten reichlich Nektar vor. Teleologisch ist diese Tatsache unerklärlich. Es muß sich hier um einen Stoffwechselvorgang handeln, der bei anderen Pflanzen, die auf Insektenbesuch angewiesen sind, allerdings zu deren Anlockung dienen kann, aber primär nicht diesen Zweck hat. Es ist einleuchtend, daß bei so großer Selbständigkeit, wie wir sie an dem Organkomplex „Fruchtknoten — innerer Staminalkreis" beobachten, eine Alternanz mit den übrigen Blütenorganen nicht mehr eintreten muß.

Es wurde versucht, an Kulturen von Pol. aviculare Meiomerie und Pleiomerie in den Blütenkreisen hervorzurufen. Hunderte von Pflanzen wurden teils auf Sand kultiviert und nur spärlich mit destilliertem Wasser gegossen, teils fortwährend entblättert, teils in Knopscher Nährlösung kultiviert, ferner wiederholt abgeschnitten und als Stecklinge verwendet: es ließen sich aber keine Reduktionen erzielen. Die Hungerformen setzten weniger Blüten an, blieben aber meist normal. Wie es scheint, gibt es von Pol. aviculare Formen, die gegenüber äußeren Einflüssen sehr zähe sind.

Die Beeinflussung der Blütenstruktur durch den Fruchtknoten ist aber nicht die einzige Ursache von Schwankungen in den Zahlenverhältnissen bei den Polygonaceenblüten. Es können neben dieser Fruchtknotenadaption noch andere Vorgänge einhergehen, wodurch die verschiedensten Resultate zustande kommen. Es wurde schon hervorgehoben, daß die durch P_1 und P_2 bestimmten Sektoren die meist

---

1) Knuth, P., l. c.

bevorzugten sind und daß zwei Karpiden sich in ihre Mediane einstellen, daß ferner diese beiden bei Reduktion in Gynoeceum immer erhalten bleiben. Die Sektoren vor P_3, P_4 und P_5 können durch reduzierende Tendenzen beeinträchtigt werden, wodurch dann im Perigon 4- und 3-zählige Blüten entstehen, und zwar ist es je nach den Arten bald der eine, bald der andere oder zwei zugleich. Es kann aber auch ein Sektor eingeschaltet werden, nämlich zwischen P_1 und P_3 (Fig. 12 u. 18), die dann auseinander rücken. Für beide Vorgänge sind wiederum in Ernährungsdifferenzen die Ursachen zu suchen, was am deutlichsten beim Vorkommen von Abweichungen von der sonst gewöhnlichen Zahl im Perigon und durch das Experiment gezeitigt werden kann.

Unter dem Gesichtswinkel der Reduktion wurde zunächst Pol. Hydropiper L. untersucht. Bei dieser Art kommen Blüten mit 5-, 4- und 3-zähligem Perigon vor. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zeigt, daß von der Anlage der Vorblätter bis zur Anlage des dritten Perigonblattes alles genau so verläuft, wie es als typisch für die Gattung angegeben wurde. Das vierte Perigonblatt wird in vielen Fällen noch angelegt (Fig. 19), verkümmert jedoch oft, oder es wird überhaupt nicht mehr angelegt (Fig. 20). Die Dominanz der beiden Sektoren vor P_1 und P_2 zeigt sich wieder darin, daß die an ihren Einflußbereich grenzenden Staubblattpaare noch angelegt werden. Das nach vorn fallende Staubblatt des inneren Kreises, das übrigens auch intrors ist, bleibt unter der Einwirkung des Fruchtknotens, der sich wieder in die Richtung P_1—P_2 stellt, als einziges erhalten. Abortiert schon P_4, so bleibt ein 3-zähliges Perigon übrig (Fig. 20); bleibt P_5 aus, ein 4zähliges (Fig. 19); es kann aber auch ein 5-zähliges Perigon gebildet werden (Fig. 21), und wir haben dann das Diagramm von Pol. minus Huds, Pol. mite Schrank, Pol. Persicaria L., Pol. lapathifolium L. usw. Im Perigon 4-zählige Diagramme finden sich allenthalben als Ausnahmen bei den verschiedenen Sektionen, die bald mehr bald weniger dazu neigen. Konstant 4-zähliges Perigon haben Pol. Viginianum L., das auch von mir untersucht wurde, Pol. filiforme Thunb., Pol. atraphaxoides Thunb. u. a.

Es wurde nun versucht, diese Reduktionen im Perigon bei Pol. lapathifolium künstlich hervorzurufen. 350 Pflanzen, die aus Samen herangezogen wurden — die Samen keimen, nebenbei bemerkt, leicht in der Dunkelheit, während sie am Licht zum großen Teil nicht austreiben —, wurden auf verschiedene Weise unter ungünstigen Bedingungen kultiviert. Auf ausgewaschenem Sand mit destilliertem Wasser spärlich gegossen, erhielt ich spärlich blühende Kümmerformen, aber

keine Reduktionen. Das gleiche war der Fall, wenn von den Kotyledonen ab die Blätter gleich nach dem Entstehen entfernt wurden. Dunkel gehaltene Pflanzen gingen regelmäßig bald ein. Resultate erhielt ich erst, als gut genährte Pflanzen in den Schwitzkasten gebracht wurden. Sie trieben lange Internodien und verbrauchten offenbar dazu viel Nährmaterial. Hier erhielt ich auch in größerer Anzahl Diagramme mit 4-zähligem Perigon, sogar ein solches mit 3-zähligem (Fig. 16), das an Koenigia Jslandica L. erinnert, für welche 4- und 3-Zähligkeit angegeben wird. Daß es sich bei letzterer Form um eine erblich gewordene Reduktionserscheinung handelt, wird um so wahrscheinlicher, wenn man bedenkt, daß dieses unscheinbare Pflänzchen unter äußerst bescheidenen Verhältnissen wächst. Auffallend am genannten Resultat ist wieder, daß trotz der starken Reduktion im Perigon und äußeren Staminalkreis durch Fruchtknotenadaption die zwei Stamina des inneren Kreises erhalten bleiben.

Es ist denkbar, daß solche Reduktionen, die hier künstlich verursacht wurden, die aber auch in der Natur häufig vorkommen, bei verschiedenen Formen erblich geworden sind und dann die Norm der Blütenbildung darstellen.

Einschaltung eines Sektors zwischen P_1 und P_3 konnte durch äußere Einflüsse nicht bewirkt werden. Es wurden aber Beispiele hierfür festgestellt bei Pol. orientale (Fig. 12), Pol. equisetiforme Sibth. und in großer Zahl bei Pol. polystachyum. Bei den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bin ich auf eine solche Blüte leider nicht gestoßen, obwohl sie an jedem Zweige sich finden und in fertigem Zustand schon durch ihre Größe — was wieder auf die Ernährung Rückschlüsse zuläßt — von den normalen Blüten abstechen. Man könnte einwenden, daß dieses sechste Perigonblatt ein petaloid gewordenes Staubblatt sei. Es finden sich allerdings unter diesen im Perigon 6-zählig gewordenen Blüten solche, die im äußeren und trotz der Anwesenheit von drei Karpellen auch im inneren Staminalkreis um ein Glied reduziert sind. Aber es muß auch hier wieder daran erinnert werden, daß in einem geschlossenen System, wie die Blüten es sind, mit von vorneherein begrenzter Menge von Baustoffen, Organe ausbleiben können. Überdies finden sich Blüten genug, die im Perigon und äußeren Staminalkreis 6-zählig, im inneren Staubblatt- und im Fruchtblattkreis 3-zählig sind, für die also obiger Einwand nicht zutrifft. Daß gerade zwischen P_1 und P_3 das sechste Perigonblatt eingeschaltet wird, geht daraus hervor, daß P_6 an den Rändern von P_1 einerseits und P_3 andererseits überdeckt wird, also mehr zentralwärts

steht und infolgedessen auch bei der ersten Anlage höher inseriert sein mußte, während P_3 in der normalen Blüte von P_1 gedeckt wird, P_5 dagegen übergreift. Auch der spiraligen Anordnung zufolge muß P_6 zwischen P_1 und P_3 zu stehen kommen.

Diese Verhältnisse leiten über zu den

II. Rumiceae,

wo sie die Norm bilden.

a) Rheum (Taf. II, Fig. 22—27).

Die Infloreszenzen entstehen in den Tragblättern, anfangs gewöhnlich dichasial, setzen sich aber dann in Wickeln fort. Payer[1]) gibt für Rheum undul. das Vorhandensein eines Vorblattes an und zeichnet auch ein solches. Obwohl Rheum undulatum L. nachuntersucht wurde, konnte nie eines festgestellt werden. Auch Wydler[2]) betont das Fehlen der Vorblätter bei Rheum und Rumex. Die Reihenfolge in der Anlage der drei ersten Perigonblätter ist die gleiche wie bei Polygonum. P_1 und P_2 entstehen axoskop, P_3 ist nach vorne gerichtet. Die Anlegungsfolge der noch fehlenden Perigonblätter ist eine sehr rasche und konnte von mir nicht Schritt für Schritt verfolgt werden. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß sich die spiralige Anordnung fortsetzt und P_4 zwischen P_1 und P_2 entsteht wie bei Polygonum, P_5 zwischen P_2 und P_3, P_6 zwischen P_1 und P_3 wie bei Pol. polystachyum. Der noch für die übrigen Organe zur Verfügung stehende Teil des Blütenbodens hat jetzt im optischen Querschnitt die Form eines Sechseckes, das insofern regelmäßig ist, als drei längere Seiten mit drei kürzeren abwechseln. Da die Ecken die Orte für die Staubblattanlagen sind, wie bei Polygonum, müssen letztere paarweise zusammengedrängt sein, entstehen aber nicht aus einem gemeinsamen Primordium, wie aus den Payerschen Figuren entgegen seiner eigenen Interpretierung deutlich hervorgeht und auch von mir festgestellt werden konnte (Fig. 22, 23). Zum pleurotrophen Faktor bei Polygonum kommt bei Rheum noch ein hypotropher, der im Sektor vor P_3 zur Auswirkung gelangt (Fig. 18). Es ist einleuchtend, daß die Folge davon eine ziemlich gleichmäßige Entwicklungsförderung der jeweils im Wirkungsbereich eines Sektors gelegenen Staubblattpaare ist, wodurch auch die spiralige Anordnung in der Entstehung gestört oder wenigstens

1) Payer, J. B., l. c.

2) Wydler, H., Über symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen, in Flora 1885, Bd. XXXIV.

verdeckt und so der Anschein eines Dédoublement erweckt werden kann. Die Spiraltendenz tritt jedoch im inneren Staminalkreis wieder deutlich hervor. Hier setzt sich die Entstehung der einzelnen Glieder wieder in der gleichen spiraligen Richtung fort, in der die Anlage der Perigonblätter begonnen hat. Die Payerschen Figuren entsprechen den Tatsachen, mit Ausnahme des Vorblattes in Fig. 3 Pl. 65 und Fig. 7, wo die Stamina des inneren Kreises auf gleicher Höhe wie die des äußeren entstehend dargestellt sind, während sie sicher höher angelegt werden (Fig. 25). So wenig wie die Polygonumblüten, sind die von Rheum symmetrisch, da die drei äußeren Perigonblätter auch im fertigen Zustande nicht gleiche Größe und Form — P_1 ist immer etwas haubenförmig — haben, wenn sie sich auch dem radiär-symmetrischen Typ nähern.

Bei Rheum kommen wie bei Polygonum durch Änderung der Zahlenverhältnisse im Gynoeceum und infolgedessen auch im inneren Staminalkreis sowie durch Einschiebung von Sektoren im Perigon und äußeren Staubblattkreis die verschiedensten Variationen in der Blütenstruktur zustande.

Bei Rheum Emodi Wall., einer der größten Rheumarten, finden sich häufig Blüten (Fig. 26) mit 4 Fruchtblättern und mit diesen alternierenden 4 inneren Staubblättern. Auch die beiden äußeren Kreise weisen in solchen Fällen vielfach Vermehrung der Sektorenzahl auf. Es konnten Blüten mit 7 und 8 Perigonblättern und damit alternierenden Staubblättern festgestellt werden. Bei Rheum palmatum (Fig. 27) dagegen wurden häufiger Blüten mit nur zwei Fruchtblättern gefunden, wobei der innere Staubblattkreis bis auf ein Glied reduziert war; der Perigon- und äußere Staminalkreis waren normal 6-zählig. Diese Tatsachen werfen auch Licht auf Calligonum, das normal vier Karpiden hat.

Verringerung der Perigonkreisglieder dadurch, daß der Sektor zwischen P_1 und P_3 ausfällt, hat wieder das Zustandekommen des Polygonumdiagramms zur Folge, wie ein durch Fig. 24 dargestellter Fall von Rheum undul. deutlich zeigt. Bei

b) Rumex (Taf. II, Fig. 28, 29)

deckt sich, abgesehen von Gynoeceum und inneren Staminalkreis die Blütenentwicklung mit der von Rheum vollständig. Wie dort, so nähert sich auch hier der Grundplan durch Einschiebung eines Sektors und Förderung des Sektors vor P_3 dem radiär symmetrischen Typ (Fig. 28); doch kommt bei Rumex Scutatus (Fig. 29) trotz der 6-Zähligkeit der Polygonum-Typ durch Förderung der Flanken P_1

und P_2 und Zurückbleiben von P_3 wieder deutlich zum Durchbruch. Rumex ist in vielen Arten polygam geworden; mit dem Schwinden des Gynoeceums ist auch der innere Staminalkreis vollständig geschwunden. Es soll sogar bei einer Anzahl von Rumexarten, besonders Rumex acetosa, Parthenogenesis vorkommen; doch ergaben die Untersuchungen von Roth[1]) keine sicheren Resultate. Bei Rumex comosus f. subacaulis[2]) ist die Blütenhülle 4-zählig, ebenso der Staminalkreis, während das Gynoeceum dimer ist. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei

c) Emex,

dessen Blütenentwicklung ganz die von Rumex ist. Bezüglich des interessanten Aufbaus der Pflanze kann auf Eichler[3]) und auf Murbeck[4]) verwiesen werden, deren Angaben ich bestätigen kann. Hier interessiert nur die Tatsache, dass Emex spinosa (L.) Campdera, das, obwohl meist polygam, auch Zwitterblüten aufweist und in seinen männlichen Blüten gewöhnlich 6-zählig ist, auch solche mit 4-zähligem Perigon und Staubblattkreis hat und das unter Bedingungen, die wieder Licht werfen auf die Ursache der Reduktion. Die kurze Hauptachse endigt mit einer männlichen Infloreszenz, die meist einen subterranen Ausgangspunkt hat. Da die Achsen höherer Ordnung sich im Verhältnis zur Hauptachse mächtig entwickeln, fließt ihnen von Anfang an der Hauptnahrungsstrom zu, die terminale männliche Infloreszenz wird dadurch mit Baustoffen weniger gut versorgt. Sie ist darum meist auf einen einzigen Doppelwickel reduziert, die Antheren der Blüte werden, worauf schon Battandier[5]) aufmerksam gemacht hat, kleiner als die der aërischen, und die Blüten selber sind fast durchgehends durch sektorweise Reduktion 4-zählig. Möglicherweise wirkt bei der Reduktion noch der Umstand mit, daß die Stiele der subterran inserierten Blüten, um die Erdoberfläche zu erreichen, länger werden müssen als die der aërischen. Wenn auch die Streckung des Stiels erst nach der Anlage der Blütenorgane erfolgt, so ist es doch denkbar, daß sich in diesem einzelnen Falle

---

1) Roth, Fr., Die Fortpflanzungsverhältnisse bei Rumex, in Verh. nat. Ver. preuß. Rheinl. 1907, Bd. LXIII.

2) Meißner, in de Candolle, Prodromus Syst. Nat. Regni veget. XIV. Paris 1856/57.

3) Eichler, A. W., l. c.

4) Murbeck, S., Über einige amphikarpe nordwestafrikan. Pflanzen, in K. Vetensk. Akad. Forh. 1901.

5) Battandier, A., Sur quelques cas d'Hétéromorphisme, in Bulletin de la Société Bot. de France, XXX, 2e Sér., V. Paris 1883.

Blüte und Blütenstiel in ein ohnehin spärlich vorhandenes, aber für beide von vorneherein gegebenes Maß von Baustoffen teilen müssen. Inwieweit in letzterer Beziehung ein Zusammenhang besteht, soll durch weitere Versuche geprüft werden.

Die Tetramerie ist konstant geworden bei

d) Oxyria (Taf. III. Fig. 30, 31).

Die Blütenentwicklung geht aus den Figuren hervor. Vorblätter sind nicht vorhanden. Die Wickeln nehmen ihren Ursprung aus den Brakteen — hier wegpräpariert —. Gegenüber der jungen Tochterblüte entsteht wieder P_1, dann diesem gegenüber P_2, vorne zwischen P_1 P_3, und diesem gegenüber P_4. Damit ist die Blütenhülle fertig, und es entstehen rasch nacheinander die 4 äußeren und 2 inneren Staubblätter, die wieder mit 2 Fruchtblättern in Alternanz stehen. Die Blüte ist zur Abstammungsachse so orientiert wie die 4-zähligen Polygonaceenblüten, nämlich P_4 ist axoskop und nicht P_2, wie Eichler[1]) und Groß[2]) zeichnen. Der dimere Fruchtknoten hat sich wieder in die Sektoren P_1—P_2 eingestellt. Die Zahlenverhältnisse sind sehr konstant. Fälle von Meio- oder Pleiomerie konnten nicht festgestellt werden.

III. Eriogonum (Taf. III, Fig. 32—37).

Wenn man die Monographie der Polygonaceen von Meißner in de Candolle in bezug auf die Zahlenverhältnisse in den Blüten überblickt, so findet man überall große Schwankungen. Die einzelnen Arten gehen wirklich ineinander über. Umso auffallender ist die Konstanz der Blütenstruktur bei den Eriogoneen. Sie haben, außer der äußeren Uebereinstimmung im Blütenbau, gar nichts mit den Polygonaceen gemeinsam. Die Ochrea, das ausgeprägteste Familienmerkmal, fehlt ihnen völlig. Die Infloreszenzen sind Dolden, wie Dammer[3]) richtig angibt, und nicht Pleiochasien wie Groß[4]) zu unrecht behauptet. Aus Mikrotomschnitten an Eriog. umbellatum, racemosum und compositum geht dies deutlich hervor. Jede Blüte hat zwei Vorblätter (Fig. 34), die auch nur durch Mikrotomschnitte klar nachgewiesen werden können. Der Blattcharakter dieser Gebilde ist kaum zu bezweifeln, da sie eigene Leitbündel besitzen (Fig. 35). Aus den Achseln der Vorblätter erfolgt

1) Eichler, A. W., l. c.
2) Groß, H., l. c.
3) Dammer, U., Zur Morphologie d. Eriog., in Ber. D. Bot. Ges. 1890, Bd. VII.
4) Groß, H., l. c.

aber keine weitere Verzweigung mehr, sie sind nicht fertil. Die Blütenentwicklung ist allerdings mit der von Rheum identisch (Fig. 32, 33). Doch zeigt der Bau der Samenanlagen wieder bedeutende Unterschiede (Fig. 36, 37). Der Nucellus aller von mir auf Mikrotomschnitten untersuchten Polygonaceen weist eine äußere Zellschicht auf, die sehr plasmareich und nach Goebel[1]) als Epithel zu bezeichnen ist. Strasburger[2]), der Pol. divaricatum untersuchte, spricht von einer Epidermis, hebt aber diese Zellschicht nicht besonders hervor. Allerdings untersuchte Strasburger damals noch mit einfacheren Mitteln. Während nun die Zellen des Nucellus durch die Bildung des Embryo und des Endosperms resorbiert werden, bleibt diese Schicht inhaltsreich und wird nicht aufgebraucht. Besonders deutlich ist das zu sehen auf Schnitten von Fag. escul., die mit Haidenhainschem Hämatoxylin gefärbt sind. Ob wir es hier mit einer auch für Linum festgestellten Erscheinung zu tun haben oder mit Perisperm, das von Johnson[3]) den Polygonaceen zugeschrieben wird, konnte noch nicht festgestellt werden.

Bei Eriogonum ist wohl auch wie bei Polygonum die Samenanlage atrop, aber das Epithel gehört hier nicht dem Nucellus, sondern dem inneren Integument an und wird mit der Bildung des Embryo und Endosperms resorbiert und obliteriert. Auf Grund der geringen Zahl der untersuchten Species dieser Unterfamilie ist es nicht möglich, die Familienmerkmale gegeneinander abzuwägen. Nur eine neue umfangreiche und eingehende Untersuchung könnte zeigen, ob die Eriogoneen als Unterfamilie der Polygonaceen weitergeführt werden müssen, oder ob sie, was wahrscheinlicher ist, eine selbständige Familie sind.

Die Ergebnisse der Untersuchung lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Bei den Polygonaceen ist Dédoublement im äußeren Staminalkreis nicht vorhanden. Nicht die 3-Zahl, sondern die 5-Zahl liegt dem Bauplan der Ausgangsform zugrunde. Das theoretische Diagramm ist das in Fig. 46 und 47 dargestellte.

2. Die Stellungs- und Zahlenverhältnisse des inneren Staminalkreises werden bedingt durch die Stellungs- und Zahlenverhältnisse des Fruchtknotens.

3. Vermehrung und Verminderung der Blütenteile erfolgt sektorweise.

---

1) Goebel, K. von, Organographie d. Pflanzen [1], I. Jena 1898—1901.

2) Strasburger, E., Die Angiosperm. u. Gymnosp. Jena 1879.

3) Lotsy, J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., Bd. III. Jena 1911.

4. Durch Experiment sowohl wie durch Beobachtung konnte gezeigt werden, daß diese Vermehrung resp. Verminderung der Sektoren durch Ernährungsschwankungen verursacht wird.

5. Die Zugehörigkeit der Eriogoneen zu den Polygonaceen ist zweifelhaft.

Figurenerklärung.

P = Perigonblatt. — Pa, Pi = äußeres, inneres Perigonblatt. — st = Glieder des äußeren Staminalkreises; St = Glieder des inneren Staminalkreises. — C = Fruchtknoten. — Bl = Blütenanlage. — α, β = α- bzw. β-Vorblatt. — Mit den Indizes P_1, P_2, P_3 usw. ist die zeitliche Anlegungsfolge ausgedrückt.

Die jüngeren Stadien sind 250mal, die älteren 180mal vergrößert.

Tafel I (Fig. 1—14).

Fig. 1—6. Polyg. cilinode.
Fig. 7 u. 8. Polyg. Sachalinense.
Fig. 9—12. Polyg. Orientale.
Fig. 13. Polyg. affine.
Fig. 14. Polyg. equisetiforme.

Tafel II (Fig. 15—29).

Fig. 15. Polyg. aviculare.
Fig. 16. Polyg. lapathifolium.
Fig. 17 u. 18. Theoretische Diagramme.
Fig. 19—21. Polyg. Hydropiper.
Fig. 22—26. Rheum undulatum.
Fig. 27. Rheum palmatum.
Fig. 28. Rumex patientia.
Fig. 29. Rumex scutatus.

Die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele und ihre biologische Bedeutung.

Von **Karl Troll**, München.

Mit 3 Abbildungen im Text und Tafeln IV—X.

Essendo la natura inesorabile ed immutabile e nulla curante che la sue recondite ragioni e modi di opera siano o non siano eposti alla capacità degli uomini.
Gal. Galilei an Benedetto Castelli.

Einleitung.

Seitdem man den wundersam mannigfaltigen Bau der Pflanzen in Beziehung zu ihrer Lebensweise zu betrachten gelernt hat, ist man allenthalben auf eine Fülle von Tatsachen gestoßen, die die einzelnen Formen ihren vielgestaltigen Lebensbedingungen gewachsen, sie an dieselben angepaßt erscheinen ließen. Schon bevor aus dieser Erkenntnis heraus das stolze Werk der Deszendenzlehre erwuchs, bildete sich die Meinung, es müßte alles, was überhaupt ein Organismus aufzuweisen hat, einem ganz bestimmten Zwecke dienen.

Goebel hat in der Einleitung zu seinen „Entfaltungsbewegungen der Pflanzen“ gezeigt, wie diese Zweckmässigkeitsauffassung in der Gestalt eines offenen oder verkappten Anthropomorphismus im Laufe der Zeit im Grunde die herrschende geblieben ist und zuletzt in der Form der extremen Darwin-Wallaceschen Selektionstheorie eine rein naturwissenschaftliche Basis erhalten hat.

Schon Schimper (1888, p. 19/20) beklagt sich daher, man habe „sich in neuerer Zeit mehr und mehr daran gewöhnt, alle Struktureigentümlichkeiten, die sich gelegentlich zu irgendeinem Zwecke als nützlich erwiesen haben, als für denselben entstanden zu deuten“ und hält den Standpunkt, daß man „aus der Struktur eines Organes auf seinen Nutzen schließen könne“ für ganz unwissenschaftlich. Trotzdem hat sich diese Auffassung bis in unser Jahrhundert fast allgemeiner Anerkennung erfreut. Einen entschiedenen Gegner hat sie schon seit Jahrzehnten auf botanischem Gebiete in Goebel gefunden.

Ausgehend von der großen Formenfülle in der Natur, auch unter vollständig gleichen Außenbedingungen, erblickt Goebel den hauptsächlichsten Faktor bei der phylogenetischen Weiterbildung der Lebensformen in der gegebenen Struktur der Organismen, d. i. der Summe der in ihnen verkörperten Eigenschaften, wobei die Entwicklung durch die Lebensbedingungen allerdings in gewisse Schranken gelenkt wird, aber nur soweit, als bloß schädliche, lebensunfähige Bildungen ausgemerzt werden, so daß neben den zahlreichen nützlichen auch eine große Menge indifferenter Einrichtungen erhalten bleiben. Das Prinzip der Ausnutzung ist darin begründet.

Schon Wolfgang Goethe hat gelegentlich zur Nützlichkeitslehre eine ähnliche Stellung genommen und auch dabei einen geradezu staunenswert vorauseilenden Geistesflug bekundet, wenn sich seine Ansichten auch nicht zu einer nach allen Richtungen ausgebauten Naturauffassung verdichten konnten. So z. B., wenn er noch ein Jahr vor seinem Tode in einem sehr drastischen, aber um so unzweideutigeren Beispiel spricht: „Solche Nützlichkeitslehrer sagen wohl: Der Ochse habe Hörner, um sich damit zu wehren. Nun frage ich aber: Warum hat das Schaf keine? Und wenn es welche hat, warum sind sie ihm um die Ohren gewickelt, so daß sie ihm zu nichts dienen? Etwas anderes aber ist es, wenn ich sage: Der Ochse wehrt sich mit seinen Hörnern, weil er sie hat. Die Frage nach dem Zwecke, die Frage Warum? ist durchaus nicht wissenschaftlich. Etwas weiter aber kommt man mit der Frage Wie? Denn wenn ich frage: Wie hat der Ochse Hörner?, so führt mich das auf die Betrachtung seiner Organisation und belehrt mich zugleich, warum der Löwe keine hat und haben kann.“ (Eckermann, Gespräche 20, II, 1831)[1]). Daß bei Goethe auch gelegentliche gegenteilige Aussprüche entgegenstehen, braucht kaum erwähnt zu werden.

In dem angeführten Werke hat Goebel seine Auffassung dargetan an den Bewegungserscheinungen, die sich bei der Entfaltung der Pflanzenorgane abspielen und hat dieselben durch den Hinweis auf die Beziehungen dieser Bewegungen zu der Organisation dem kausalen Verständnis um Vieles näher gebracht.

Daß es sich auch bei der vorliegenden Arbeit, die sich mit der Entfaltung der Knospen-, Blüten- und namentlich der Fruchtstiele befaßt und hierin einen Ausbau der von Goebel vorgezeichneten großen

1) Wenn Kohlbrugge (1913, p. 38) die Ansicht vertritt, Goethe richte sich damit nur gegen die sogenannten Physiko-Theologen, das sind jene Leute, die da glauben, die Korkeiche habe deshalb ihre Rinde, damit der Mensch seine Flaschen pfropfen könne, so sehe ich mich dazu durch keine Andeutung veranlaßt.

Linien geben soll, nicht um eine erschöpfende Darstellung handeln kann, leuchtet bei der ungeheuren Verbreitung und Mannigfaltigkeit dieser Vorgänge ohne weiteres ein. Trotzdem glaube ich einen Überblick über die wesentlichen Typen, nach denen sie sich abspielen, gegeben zu haben.

Die Methode ist eine zweifache: Einmal die des Experimentes, dieser schönen grünen Weide aller naturwissenschaftlichen Forschung, und die des Vergleichs. Gerade der Vergleich, der weit über die Grenzen der Naturwissenschaften hinaus in neuerer Zeit mit größtem Erfolg angewandt wird, und den auf das hier behandelte Gebiet ausgedehnt zu haben Goebel das Verdienst gebührt, hat sich als ganz besonders nutzbringend erwiesen.

Die Fragestellungen waren verschiedene: Einmal kausale:

1. Sind die Bewegungen induziert oder autonom, d. h. von äußeren Einflüssen bedingt oder unabhängig davon nur im Bau und Stoffwechsel der Pflanze begründet?

2. Wie stehen sie mit den Symmetrieverhältnissen der betreffenden Organe in Zusammenhang?

3. Stehen sie in einem Abhängigkeitsverhältnis zu dem Eintritt der Befruchtung und Fruchtbildung?

4. Bestehen kausale Beziehungen zwischen dem Ablauf der Nutationen und der Natur, d. h. dem verschiedenen physiologischen Verhalten der einzelnen Fruchtgattungen?

5. Wie hängen die Bewegungen mit der Wachstumsverteilung im Stiel zusammen?

Was die erste Frage betrifft, so konnte es sich dabei natürlich, was in der Natur der vergleichenden Betrachtung liegt, nicht um eine bis ins einzelne gehende physiologische Analyse handeln, sondern nur um die Feststellung der ausschlaggebenden Faktoren.

Die dritte Frage wurde im Laufe der Arbeit durch eine inzwischen von H. Schulz sehr exakt ausgeführte Untersuchung überholt, der nur gelegentlich ergänzende Bemerkungen beigefügt werden brauchen, da sie mit den bis dahin gewonnenen Ergebnissen im wesentlichen übereinstimmt.

Eine zweite Gruppe von Problemen behandelt die Fragen: In welcher Weise können die betreffenden Bewegungen für die Pflanze von Bedeutung sein? Haben die schon vorliegenden teleologischen Deutungen Berechtigung oder nicht? Können wir sie als im Kampf ums Dasein schrittweise erworbene Anpassungen betrachten? Bestehen Beziehungen zu speziellen Lebensbedingungen, wie wir sie von anderen

Anpassungserscheinungen kennen, etwa von der Mangrovevegetation oder den Wüstenpflanzen, und wie hätten wir uns solche eventuell vorhandene Konvergenzen entstanden zu denken.

Was die Deutungen anlangt, die auf den Schutz der Knospen, Blüten und Früchte abzielen, wie sie ganz besonders von zwei Forschern, Hansgirg und Lindman, für alle und jede Krümmungserscheinung a priori angenommen wurde, so konnte nach der von Goebel in den „Entfaltungsbewegungen“ vorgenommenen Kritik im allgemeinen vollständig auf ein näheres Eingehen verzichtet werden. Sie dürften dadurch wohl allgemein als erledigt gelten.

Dagegen wurden, der Anregung meines hochverehrten Lehrers folgend, eine Reihe größerer Versuche angestellt, um die Krümmungen auf eine eventuell vorhandene Bedeutung für den Stoffwechsel im Fruchtstiel, also für innere Vorgänge, zu prüfen, was bis jetzt noch nirgends versucht wurde. Über die Grundlagen dieser Versuche und diese selbst handelt der Anhang.

In der folgenden Darstellung sei als Beispiel einer zunächst schier regellosen Manigfaltigkeit in den Bewegungserscheinungen der Blütenstiele innerhalb einer Familie die der

Commelinaceen

vorangestellt. Das Hauptinteresse fiel hierbei speziell auf den Zusammenhang der Krümmungsrichtung mit den Symmetrieverhältnissen der Blüten und Infloreszenzen. Erst in zweiter Linie wurden physiologische Fragen behandelt.

Die Familie ist nahezu vollständig auf die Tropen und Subtropen beschränkt, ist aber durch eine Reihe beliebter Zierpflanzen auch in der Laienwelt bekannt geworden. Zum großen Teil handelt es sich um feuchtigkeitsliebende Urwaldpflanzen, zum Teil auch um xerophile Vertreter, wozu diese entweder durch ein dichtes Haarkleid, seltener durch sukkulente Ausbildung befähigt sind. So vielgestaltig die Infloreszenzen in ihrem Habitus erscheinen, so einheitlich sind sie doch im Prinzip gebaut. Sie sind stets zusammengesetzt aus Teilinfloreszenzen, die schon Wydler (1851, p. 445) als wickelige Sympodien erkannt hat. Darin sind die einzelnen Blüten im Zickzack in zwei alternierenden Reihen angeordnet, die Tragblätter der einzelnen Blüten (resp. die Vorblätter der nächstälteren) stehen an den Flanken. Hin und wieder, so bei Commelina, ist die Infloreszenz mit einem solchen Wickel erschöpft, bei Tradescantia ist es in der Regel ein Doppelwickel, wobei die beiden Wickel so eng zusammentreten, daß Wydler die Doppelnatur desselben verkannt und ihn für einen einfachen Wickel mit basipetaler Entfaltung gehalten hat. Bei anderen stehen zahlreiche, bei Palisota sogar Hunderte von Wickeln (oder Doppelwickeln) zu einer Traube oder Rispe vereint.

Die Literaturangaben über die Bewegungserscheinungen sind bei den Commelinaceen, wie ich nachträglich feststellte, nicht gerade spärlich, weil sie meist zu augenfällig sind, um übersehen zu werden; doch beziehen sich dieselben fast ausschließlich auf die beiden Gattungen Commelina und Tradescantia. Sie seien auch hier an die Spitze gestellt.

Von der Gattung

Commelina

gelangten C. coelestis und benghalensis lebend zur Untersuchung.

Die Infloreszenz aller Commelina-Arten ist dadurch ausgezeichnet, daß das unter ihr stehende Hochblatt kräftig entwickelt und mit seinen beiden Hälften so zusammengelegt ist, daß die ganze Infloreszenz darin verborgen liegt: „Spatha infundibiliformis“ (Linné). An der Ansatzstelle dieses Blattes teilt sie sich in zwei ungleich lange Äste, einen längeren, der aber nur eine Blüte trägt und den wir seiner Stellung gemäß als morphologischen Hauptsproß ansprechen müssen, und einen kürzeren, der in den eigentlichen Wickel endigt. Die Einzelblüte ist nur bei einem Teil der Arten entwickelt, z. B. bei C. benghalensis, africana, cayennensis, agraria, cyanea, diffusa usw., bei anderen ist an Stelle des ganzen Astes nur mehr ein flagellenartiges Rudiment zu finden, so z. B. bei C. coelestis, angustifolia, clandestina, dianthifolia (vgl. IV, 1 u. 2). In der Knospenlage ist sowohl der Wickel wie die Einzelblüte in der Wickelebene — womit auch im folgenden die einzige in der Längsrichtung des Wickels verlaufende Symmetrieebene bezeichnet sein soll — gegen die Spitze hin eingebogen. Die Einzelblüte entfaltet sich zuerst oder gemeinsam mit der ersten Wickelblüte, die weiteren Blüten — sie sind durchwegs ephemer — der Reihe nach an den folgenden Tagen. Dabei streckt sich der zur Anthese gelangende Teil der Infloreszenz jeweils gerade, so daß die geöffnete Blüte an der Grenze von gestrecktem und eingerolltem Teil sich befindet und allein aus der Hochblattumhüllung hervorragt. Nach dem Abblühen krümmt sich nämlich jede Blüte wieder in die Hülle hinein, diesmal aber gerade entgegengesetzt, vom Vegetationspunkt weg, so daß jede Blüte ihre Aufrichtung ungehindert vollziehen kann (vgl. IV, 2). Die Einzelblüte macht ebenfalls diese Bewegung mit, gelangt aber postfloral nicht wieder in die Hülle, (IV, 1).

Die Krümmungsebene fällt also hier sowohl präfloral als postfloral mit der Symmetrieebene der ganzen Infloreszenz und des Hochblattes vollkommen zusammen, ja auch die Blüte selbst und der Blütenstiel erweisen sich in dieser Ebene als ausgesprochen dorsoventral, worauf noch zurückzukommen sein wird.

Bei Commelina coelestis und anscheinend auch anderen Arten kommt dazu noch eine Krümmung des Sprosses unterhalb des Hochblattes, wodurch die Hochblattspitze im Knospenstadium vertikal abwärts, bis zur Blütezeit aber wieder horizontal aufgerichtet erscheint. Auch diese Krümmungsebene fällt mit der ganzen Infloreszenz zusammen.

Die kleistogamen Blüten, die bei C. benghalensis an unterirdischen Sprossen, ebenfalls in ein Hochblatt eingeschlossen, auftreten, zeigen keine Krümmung, was bei der kümmerlichen Beschaffenheit von Blütenstiel und Hochblatt nicht verwunderlich erscheint.

Vor der morphologischen und physiologischen Besprechung sei damit das Verhalten verglichen, wie es die meisten Arten der Gattung

Tradescantia

aufweisen. Lebend untersucht wurden außer den später zu behandelnden Tr. navicularis und geniculata, die mit Tr. commelinoides ein abweichendes Verhalten aufweisen, Tr. fluminensis, lakenensis und virginica. Doch gehören hierher die meisten Vertreter der Gattung, so Tr. ciliata, crassifolia, diuretica, pilosa, Lyonii, viridis, guatemalensis, pulchella usw.

Die Infloreszenz ist bei Tradescantia dadurch, daß ein Doppelwickel vorhanden ist, bilateral symmetrisch geworden, hat also auch senkrecht zur Ebene der Hochblätter eine Symmetrieebene bekommen. Die Hochblätter sind hier nicht zusammengefaltet und umschließen nur mit ihrem basalen Teil die jüngsten Blütenanlagen. Die Einkrümmung der Knospenstiele fehlt völlig.

Nach dem Abblühen der ebenfalls ephemeren Blüten krümmt sich der Stiel abwärts, aber nicht wie bei Commelina in der Medianebene der Hochblätter, nach der dem Vegetationspunkt abgekehrten Seite, wozu hier infolge der Bildung eines Doppelwickels gar kein Platz vorhanden wäre, sondern auffallenderweise senkrecht dazu nach beiden Seiten, die Blüten der rechten Längsreihe nach rechts, die übrigen nach links. Es kommen auf diese Weise die ersten Blüten unter den Blütenboden zu liegen, dadurch daß die Krümmung sehr kräftig über die Vertikale hinaus fortgesetzt wird, die späteren sammeln sich auf beiden Seiten der Infloreszenz in dichten Knäulen an, namentlich bei den reichblütigen Infloreszenzen von Tr. virginica (Fig. 1 a).

Meines Wissens als erster hat Linné dieser Erscheinungen bei den Commelinaceen Erwähnung getan. Auf Arten der Gattung Tradescantia beziehen sich die Diagnosen: „Pedicelli post florescentiam deflexi“ oder „penduli“, „nutantes“. Bei Commelina macht er nur bei C. floribunda die Bemerkung: „Pedicelli fructiferi reflexi“ (1817, X, 2. p. 1155 ff. u. IV, p. 541).

Vaucher behandelt in seiner an ausgezeichneten Beobachtungen so reichen „Histoire physiologique“ (1841) ebenfalls die beiden Gattungen. Den Verhältnissen von Commelina widmet er eine treffende Schilderung und spricht sogar von einem „phenoméne qui indique visiblement une force vitale, agissant d'après un plan plein de sagesse“. Dagegen entspricht die Angabe für Tradescantia: „Le pèdicelle, lorsque la fécondation est accomplie, se renverse du côté opposé à celui où se trouvent les fleurs non encore écloses“ nicht den tatsächlichen Verhältnissen. 1851 gibt Wydler (p. 445) eine kurze, aber treffende Charakteristik von den Bewegungen bei Commelina und Tradescantia, auch was die Richtung der Krümmung anlangt. Wenn aber Eichler (1875, p. 140) bemerkt: „Bei Tradescantia biegen sich die Stiele in den beiden Zeilen nach rechts und links auswärts, bei Commelina einwärts“, so ist dies für Commelina zum mindestens ungenau, wie auch seine beigegebenen Schemata für keine der beiden Gattungen stimmen. Bei Hansgirg (1893, p. 107) finden wir Commelina und Tradescantia beim Fragariatypus eingereiht.

Ich schließe nun gleich hier zur Erlangung eines größeren Vergleichsmaterials die Schilderung eines dritten Typus an, der durch Rhoeo discolor und Zebrina pendula repräsentiert wird.

Rhoeo discolor.

Auch in der Infloreszenz von Rhoeo handelt es sich um Doppelwickel, die an dem radiär-orthotropen Sproß in den Achseln der Laubblätter stehen — eingesenkt in eine aus zwei bis drei Hochblättern gebildete tassenförmige Umhüllung. Erst später treten darin weitere Infloreszenzverzweigungen auf. Die Blütenstiele, die zur Knospenzeit nicht eingekrümmt sind, wachsen so stark heran, daß die Blüte an die Öffnung der Hülle geführt wird (IV, 3). Nach dem Abblühen krümmt sich der Blütenstiel in großem Bogen kräftig nach abwärts, und zwar in der Richtung der Wickelebene gegen die Spitze der Infloreszenz: „Pedicelli deflorati incurvi“ (Linné 1817, X, 2, p. 1177). Vauchers Notiz (a. a. O. IV, p. 405): „Les fleurs . . . rentrent dans leur spathe et se déjettent en arrière comme celles de Virginica“, berücksichtigt die veränderte Krümmungsrichtung nicht. Es sei gleich hier darauf hingewiesen, daß diese Bewegung in der Richtung derjenigen entspricht, die die Blüten von Commelina im Knospenstadium ausführen.

Ganz ähnlich verhält es sich auch bei

Zebrina pendula,

der bekannten Ampelpflanze, die in ihrem vegetativen Bau allerdings viel mehr mit Tradescantia-Arten als mit Rhoeo gemein hat. Die In-

floreszenzen — im Gegensatz zu den Laubsprossen stets orthotrop — stellen auch hier Doppelwickel dar. Die sehr kurz gestielten Blüten sind tief in die Hülle versenkt und durch deren eigenartige Gestalt nahezu völlig von der Außenwelt abgeschlossen. Die im Knospenstadium nicht eingekrümmten Blüten kommen durch röhrenförmige Streckung der verwachsenen Kronblätter, nicht wie bei Rhoeo durch Streckung des Stieles an die Dütenöffnung (X, 76). Nach dem Abblühen vertrocknet die Krone und bleibt in diesem Zustand vor der schmalen Öffnung der Hülle liegen, die von den allmählich sich anhäufenden Kronenresten noch ausgiebiger verschlossen wird. Der ebenfalls verwachsene Kelch dagegen vertrocknet nicht. An den befruchteten Blüten, und zwar nur an diesen, tritt nun eine eigenartige Erscheinung auf. Der kurze Blütenstiel erleidet unter kräftigem Wachstum eine scharfe Einkrümmung gegen den Vegetationspunkt hin in der Längsrichtung des Wickels. Der schwellende Fruchtknoten durchbricht seinerseits die Basis der Kelch- und Kronenröhre nach derselben Richtung, bis er sich eng an den Stiel anlegt (IV, 4).

Die geschilderten Vorgänge sollen nun im folgenden einer kausalen Prüfung unterzogen werden.

Was die Krümmungsrichtung anlangt, so haben wir zwei Gruppen auseinanderzuhalten, die eine, zu der Commelina, Zebrina und Rhoeo gehören, bei denen die Bewegungen, sei es prä- oder postfloral, in einer Ebene erfolgen, die mit der Längsachse der ganzen Infloreszenz zusammenfällt, die andere (Tradescantia), bei der die Krümmung in einer dazu senkrechten Ebene sich abspielt.

Bei Commelina ist der Zusammenhang mit der Symmetrie der Blüte ganz besonders auffallend. Die Blüte ist ausgesprochen zygomorph in allen ihren Teilen, die präfloral konvexe, postfloral konkave Seite des Stieles entspricht der geminderten Seite der Blüte. Auf dieser Seite stehen das unpaare, kleinere Kelchblatt, die drei zu Staminodien reduzierten Staubblätter und dasjenige Karpell, das im Gegensatz zu den beiden anderen nur einen Samen entwickelt und sich bei der Reife nicht öffnet („Heteromerikarpie“ Delpinos 1894); dagegen ist der Kronblattkreis auf dieser Seite gefördert (IV, 1 u. V, 16). Auch der Blütenstiel erwies sich in dieser Ebene deutlich dorsoventral, in der Form des Querschnittes, der exzentrischen Lage des Zentralzylinders und der Ausbildung des Durchlüftungssystems (V, 17).

Ähnlich ist es bei Zebrina. Hier ist zwar nur der Kelch dorsoventral, dieser aber in der ausgesprochensten Weise. Der vom Vegetationspunkt abgekehrte Kelchteil, der mit der konvexen Krümmungs-

seite zusammenfällt, ist größer, trägt allein eine kräftige Haarleiste, während die beiden anderen Kelchteile so völlig miteinander verwachsen sind, daß ihre Entstehung aus zwei Kelchblättern im ausgebildeten Zustand nur mehr an zwei kleinen Zipfeln an der Spitze zu erkennen ist.

Die Blüten der beiden anderen Gattungen, Tradescantia und Rhoeo, gelten nach den Angaben von Eichler (1875, I, p. 141) und Clarke (1904, p. 20) in den systematischen Werken als völlig radiär. Für die ausgebildete Blüte stimmt dies vollkommen, wenigstens für die hierher gehörenden Arten [1]), nicht jedoch für die Blütenknospen.

Um dabei die einzelnen Blütenteile — hauptsächlich handelt es sich um den Kelch — sicher analogisieren zu können, erwies es sich als notwendig auf die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Infloreszenzen zurückzugreifen. Für Commelina waren die Verhältnisse nach Clarkes Arbeit (1904) klar, für Tradescantia laekenensis und die später zu behandelnde Tr. navicularis, sowie für Zebrina pendula wurde sie von mir nachgesehen. Jeweils tritt das dem Vegetationspunkt abgekehrte Kelchblatt zuerst auf, es sei der Kürze halber im folgenden K_1 genannt. Darauf folgen in geringem Abstand die beiden anderen, das nach außen gekehrte, also der nächst älteren Blüte abgewendete, heiße K_2, das nach innen gekehrte K_3 (vgl. IV, 6 u. 7).

Bei Commelina bleibt K_1 das unpaare Kelchblatt, es ist dasjenige, das in der Knospenlage auf die konvexe Seite fällt. Bei Zebrina entwickelt es sich ebenfalls zu dem unpaaren, mit einer Haarleiste versehenen Kelchblatt (IV, 5). Am Vegetationspunkt bildet die durch K_1 gehende Symmetrieebene mit der Längsachse der ganzen Infloreszenz einen Winkel, der allerdings in dem von Eichler stammenden (1875, I, p. 141), häufig wiedergegebenen Diagramm, wie schon Clarke bemerkt hat, bedeutend zu groß ausgefallen ist. In Fig. 16, Taf. V ist dies richtiggestellt. An den jungen Blütenanlagen, die etwa in rechtwinkeligem Zickzack stehen, liegt dieses erste Kelchblatt auf der dem Vegetationspunkt abgekehrten Seite, somit zur nächst älteren Blüte lateral, die Blüte ist ausgesprochen klinotroph wie etwa die von Corydalis. Durch die Zickzackanordnung entsteht eine Infloreszenz, in der die einzelnen Blüten alternierend gegeneinander symmetrisch stehen. Diese für Commelina so charakteristischen Symmetrieverhältnisse sind nicht auf die Familie der Commelinaceen beschränkt, sie finden sich, nebenbei bemerkt, z. B. auch in den Wickeln von Aesculus Hippocastanum oder Heliconia psittacina (vgl. Goebel 1907).

---

1) Tradescantia commelinoides verhält sich anders (s. unten!).

Bei der Entfaltung der Infloreszenz nehmen die Blüten allmählich durch Drehung nach außen eine solche Stellung ein, daß ihre Symmetrieebene der Längsachse des Wickels parallel gerichtet ist.

Bei Rhoeo discolor ist die ausgebildete Blüte völlig radiär, nicht aber die Knospe. Es läßt sich bis kurz vor die Entfaltung ganz deutlich ein Unterschied in den Kelchblättern wahrnehmen, und zwar ist es wie bei Zebrina K_1, das eine geförderte Ausbildung erfährt. [IV, 8]. Nach dem Abblühen erfolgt die Krümmung stets nach der diesem Kelchblatt abgekehrten Seite — wiederum also ein deutlicher Zusammenhang mit der Symmetrie. Im weiteren wird das unpaare Kelchblatt an seiner Basis sichtlich breiter als die beiden anderen und steht zuletzt von der Frucht, die selbst in dieser Ebene schief auf den Stiel aufgesetzt ist, scharf ab (VII, 49). Auch der Querschnitt des Blütenstiels ist in dieser Ebene dorsoventral.

Bei der ersten Gruppe konnten wir also überall den Zusammenhang zwischen der Krümmungsrichtung und der Symmetrieebene deutlich verfolgen, von der stets ausgesprochen dorsoventralen Blüte von Commelina bis zu Rhoeo, wo sich die Dorsoventralität nur mehr zeitweise kundtut.

Wie steht es damit aber bei Tradescantia?

Auch hier wird zuerst K_1 angelegt. Schon sehr bald tritt auf dem Rücken dieses Blattes die Haarleiste auf, die an der entfalteten Blüte von Tradescantia fluminensis oder laekenensis z. B. auf dem Kiel sämtlicher Kelchblätter vorläuft. Bald aber zeigt sich ein Unterschied. Während bei den vorher behandelten Gattungen K_2 und K_3 stets hinter K_1 zurückbleiben, entwickelt sich hier sehr bald auch K_3 kräftig, bekommt dieselbe Haarleiste wie K_1 und holt dieses in kurzer Zeit nahezu ein (IV, 7). Demgegenüber bleibt K_2 an Größe weit zurück, entwickelt erst spät seine Haarleiste und noch kurz vor der Entfaltung der Krone ist es an Größe, Gestalt und Behaarung von den beiden anderen deutlich verschieden (Fig. 14). Auf diese Weise bekommen wir in der Knospe eine Symmetrieebene, die ganz anders gerichtet ist als etwa bei Rhoeo. Man vergleiche daraufhin IV, 8 u. 9, ebenso die Diagramme in V, 15 u. 16! Während bei Rhoeo das unpaare Kelchblatt (K_1) vom Vegetationspunkt abgekehrt liegt (in der Hauptsymmetrieebene), ist es bei Tradescantia (K_2) schräg nach außen gerichtet. Die Tradescantiaknospe zeigt einen stark abgeflachten trigonalen Querschnitt, in dem der Unterschied in der Ausbildung von K_2 noch deutlicher zum Ausdruck kommt. Während wir Rhoeo, Zebrina und Commelina klinotroph fanden, ist die Tradescantiaknospe epitroph, ihre Symmetrieebene geht durch die nächstältere Blüte. Im Knospenstadium ist K_2 mehr gegen

den Vegetationspunkt gedreht, als es seiner Anlage nach zu erwarten wäre, wohl eine Folge der abgeflachten Gestalt in Zusammenhang mit dem Raummangel in der Hüllblattscheide. Bei der Entfaltung dreht sich die Blüte wieder ± nach außen und im geöffneten Zustand ist auch K_2 völlig nachgewachsen, und bei der Länge des Blütenstiels nur mehr mit Schwierigkeit zu identifizieren. Die Blüte ist jetzt radiär. Die Erinnerung an die ursprüngliche Dorsoventralität ist jedoch ähnlich wie bei Rhoeo gleichsam wach geblieben. Denn die postflorale Krümmung erfolgt hier, ohne daß sich morphologisch die Dorsoventralität nochmals kundgäbe, wie wir gesehen haben, etwa senkrecht nach außen, nach der der nächstälteren Blüte abgewendeten Seite, entsprechend derEpitrophie der Knospe. Bei der dichtgedrängten Stellung der einzelnen Blüten fällt diese Ebene nahezu in die zweite Symmetrieebene, die der Doppelwickel von Tradescantia aufweist.

Wir kommen jetzt zum zweiten Punkt, zu der Frage, ob die Bewegungen von der Befruchtung abhängig sind.

Bei Commelina benghalensis erfolgte die Krümmung auch an den unbefruchteten Blüten, selbst nach Entfernung der ganzen Blüte in kurzer Zeit, an den am Frühnachmittag sich schließenden Blüten meist noch vor Eintritt der Dunkelheit, um dann allerdings sehr bald abzufallen. Auch Rhoeo discolor führt die Bewegung unbefruchtet und nach Fruchtknotenexstirpation aus. Bei Zebrina neigt sich der Kelch bei Mangel der Befruchtung, was im Gewächshaus fast immer der Fall war, nur ganz schwach nach der Seite, um bald zu verwelken. Dagegen führen die drei Tradescantia-Arten auch ohne die Befruchtung die Bewegung aus, bei Exstirpation des Fruchtknotens an Tradescantia laekenensis und fluminensis fiel der Stiel ab, nachdem die Krümmung zur Hälfte vollführt war. Bei allen genannten Pflanzen ist somit für den Eintritt der Bewegung der Fruchtknoten und die Bestäubung nicht erforderlich, doch kann Wachstumseinstellung und Absterben des Organes die Bewegung zum Stillstand bringen.

Die Untersuchung der Frage, wieweit die Bewegungen autonome oder induzierte seien, wurde durch Orientierungsversuche zu ermitteln versucht.

Bei Commelina benghalensis konnte keinerlei Beeinflussung erzielt werden, wie die Infloreszenz auch im Raume festgehalten wurde, solange unbefruchtete Blüten verwandt wurden. Befruchtete dagegen führten, nachdem auch bei ihnen die Krümmung unverändert eingesetzt hatte, sehr bald eine Torsion oder auch eine Überbiegung aus, durch die die junge Frucht vielfach in Vertikallage nach abwärts gebracht wurde, an den Einzelblüten sowohl wie an den Wickelblüten (X, 80). Daß das Licht dabei nicht der ausschlaggebende Faktor war, war bei der verschiedenen

Lichteinfallsrichtung an den in Ampeln gezogenen Pflanzen ohne weiteres ersichtlich. Es dürfte sich also um eine Schwerkraftswirkung handeln, die nur bei Eintritt der Befruchtung zur Geltung kommt, wie wir das schon von einer größeren Zahl von Pflanzen kennen (vgl. H. Schulz 1920).

Ebenso wurde durch Veränderung der Raumorientierung an den befruchteten Blüten, und nur diesen, von Tradescantia fluminensis eine Torsion des Stieles hervorgerufen, die diese nach abwärts führte. Auch hierbei erfolgte die Krümmung zunächst regulär, d. h. in der von der Infloreszenz vorgezeichneten Ebene nach außen, auch aufwärts, erst bei weiterem Wachstum trat die Torsin ein. Fig. 1 b zeigt eine Infloreszenz von Tradescantia virginica, die in inverser Lage festgehalten zur Entfaltung kam und den positiven Geotropismus der befruchteten Blüten zeigt. Bei Rhoeo discolor war durch inverse oder horizontale Stellung der Infloreszenz keine Änderung in der Bewegung hervorzurufen, doch hatte keine der beobachteten Blüten Frucht angesetzt. Es muß also dahingestellt bleiben, ob auch hier bei Befruchtung positiver Geotropismus auftritt.

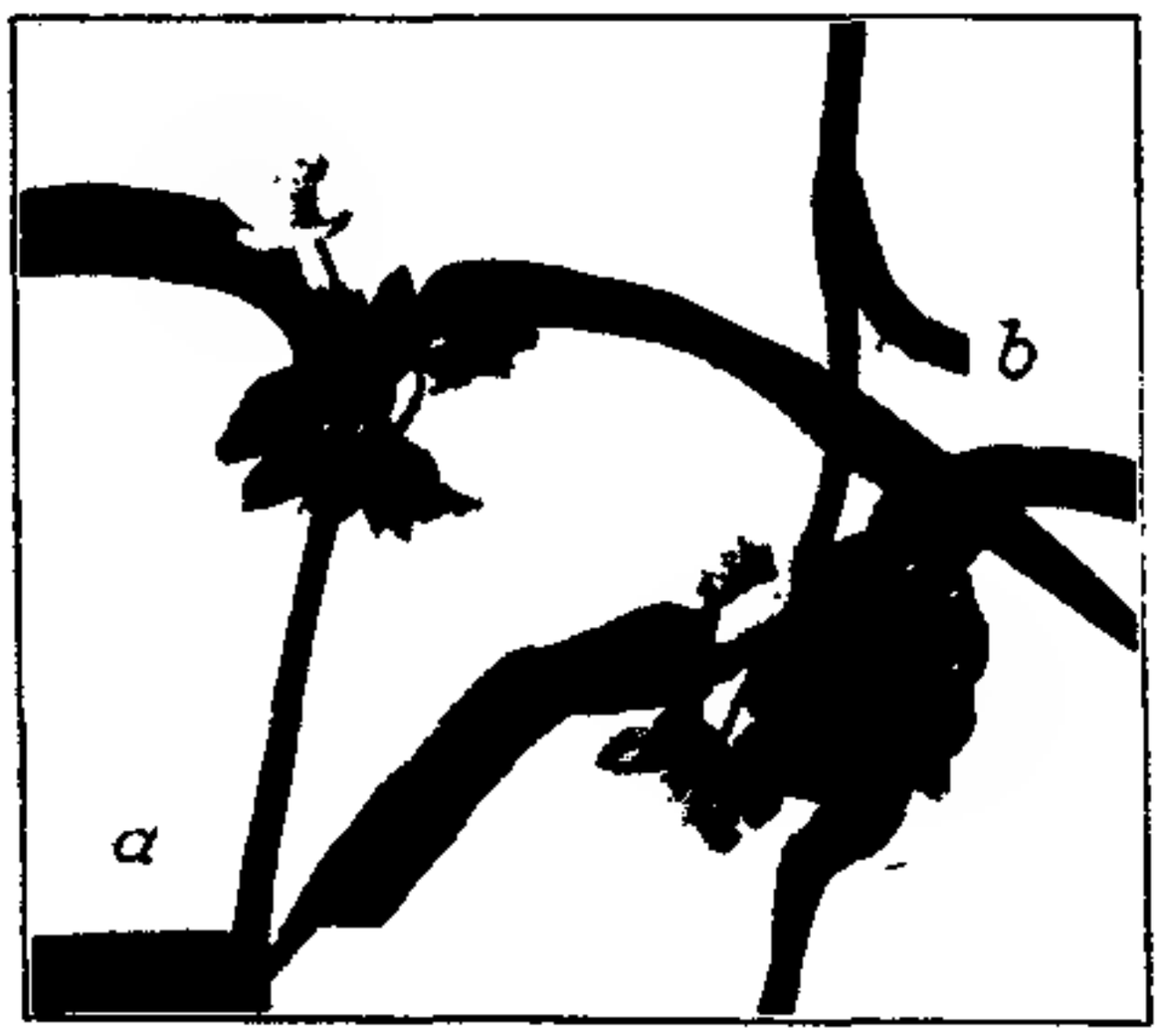


Fig. 1. Tradescantia virginica. Infloreszenz *a* normal, *b* in umgekehrter Lage entfaltet.

Die genannten Versuche finden ihre einfachste Erklärung durch die Annahme, daß überall eine autonome, von Befruchtung unabhängige, mit den Symmetrieverhältnissen aufs engste verknüpfte Krümmungstendenz vorhanden ist. Damit stimmt auch ein Klinostatenversuch über ein, der mit zwei Infloreszenzen von Tradescantia laekenensis zur Bekräftigung des Gefundenen ausgeführt wurde. Sie wurden im Dunkelraum auf den intermittierenden Klinostaten in der von Fitting angegebenen Methode (1905 p. 221 ff.) in „Flankenstellung“ gebracht unter viertelstündlicher Auslösung. Sie führten trotzdem die Krümmung in der normalen Weise aus. Bei Tradescantia können wir diesen autonomen Faktor gemäß seiner Richtung als Epinastie bezeichnen. Bei den übrigen Gattungen jedoch wäre dieser Ausdruck, was die Richtung anlangt, irreführend. Ich spreche daher in diesem Falle in Analogie mit dem schon gebräuchlichen Terminus Klinotrophie hier von „Klinonastie“. Bei unbefruchteten Blüten kommt diese Epi- oder Klinonastie allein zur Wirkung. Bei befruchteten aber bildet sich mit dem weiteren Wachstum auch positiver Geotropismus aus.

Dieses Verhalten gibt mir zu einer allgemein gültigen Bemerkung Veranlassung.

Es fragt sich nämlich, ob wir uns nicht alle derartigen induzierten, vor allem geotropischen Krümmungen, die in einer bestimmten Symmetrieebene verlaufen, so vorzustellen haben, daß neben dem Geotropismus in diesen Organen auch ein autonomer epi- oder hyponastischer Faktor mitspielt, der erst für die Krümmungsrichtung bestimmend ist. Für orthotrope Organe, bei denen jede Krümmungsebene auch eine Schwerkraftsebene darstellt, halte ich diese Annahme für notwendig, beispielsweise für die Einkrümmung der orthotropen jungen Droserainfloreszenzen. Wo bei solchen Organen keine morphologische Dorsoventralität vorhanden ist, kann die Krümmungsrichtung durch andere einseitig wirkende Einflüsse bestimmt werden, so bei den positiv geotropisch reagierenden Schäften von Tussilago in der Postfloration, bei denen die Richtung durch die Seite der stärksten Beleuchtung gegeben ist. Anders bei plagiotropen Organen. Bei diesen kann, etwa an einem an aufrechter Achse stehenden Blütenstiel, die einzig mögliche Schwerkraftsebene mit der Symmetrieebene zusammenfallen. Eine Mitwirkung von Epi- oder Hyponatie dürfte in solchen Fällen sicherlich dann vorliegen, wenn bei einer künstlichen Orientierungsänderung, die die Symmetrieebene aus der Schwerkraftsebene bringt, in den Organen Torsionen auftreten, die die Symmetrieebene wieder in die Schwerkraftsebene zurückführen. Treten solche nicht auf, sondern erfolgt die Krümmung nun wieder symmetrisch in der neuen Schwerkraftsrichtung ohne Rücksicht auf die morphologische Symmetrieebene, so kann dies auf einem gänzlichen Mangel eines hypo- oder epinastischen Faktors oder auch auf einer Unterdrückung derselben beruhen. Eine Bekräftigung findet diese Auffassung außer an verschiedenen später zu erwähnenden Tatsachen [1]) darin, daß sich bei einer exakten reizphysiologischen Analyse einer solchen Krümmung, die von Öhlkers an den Fruchtstielen von Tropaeolum majus ausgeführt wurde, ein solcher epinastischer Faktor ergeben hat (1920 u. 21). Auch die genannten Commelinaceen entsprechen dieser Ansicht. Auf diese Weise lassen sich auch manche Resupinationen an Blüten- und Fruchtstielen erklären ohne das Vorhandensein einer asymmetrischen Struktur, etwa die der Blüten von Thunbergia mysorensis oder die 90° betragenden Torsionen bei Phygelius capensis und Corydalis.

---

1) Vgl. über Oxalis, p. 76, Phygelius, p. 95/96.

Damit zurück zu den Commelinaceen! Eine abweichende Stellung unter den Tradescantien nimmt

Tradescantia navicularis,

eine blattsukkulente mexikanische Wüstenpflanze, ein. Bei ihr sind auch die fertilen Sprosse, die bei den vorhergehenden Arten aufrecht standen, plagiotrop geworden, und zwar stehen die Infloreszenzen derart schräg aufwärts, daß die durch die beiden Hochblätter gelegte Längsachse horizontal gerichtet ist, die Hochblätter also seitlich stehen. Damit in Zusammenhang steht in der Infloreszenz eine ausgesprochene Anisophyllie. Es sind einerseits die beiden Hüllblätter durch eine verschiedene Ausbildung ihrer Hälften asymmetrisch, so daß sie immer aus der Längsachse des Doppelwickels nach oben verschoben erscheinen (IV, 11), andererseits sind die Vor- bzw. Deckblätter der einzelnen Blüten auf der Oberseite kräftiger entwickelt als auf der Unterseite (X, 79). Die Infloreszenz hat also ihre Bilateralität wieder verloren und ist dorsoventral, diesmal aber senkrecht zur Hochblattebene, geworden. Die Blütenstiele krümmen sich hier sämtliche, auch die der oberen Längszeile, postfloral nach unten, also nach der — Seite der Infloreszenz (IV, 10). Die Symmetrieverhältnisse der jungen Blüten stimmen mit denen von Tradescantia lackenensis überein.

Es könnte nun die einseitige Stielkrümmung auf einer mit der Infloreszenzsymmetrie zusammenhängenden Epinastie oder auf positiven Geotropismus beruhen. Letzteres erwies sich als zutreffend. Wurden nämlich Infloreszenzen so nach oben übergebogen, daß die +-Seite nach abwärts gerichtet war, so erfolgte die Krümmung bei sämtlichen Blütenstielen nach der jetzt abwärts gekehrten +-Seite hin. Auch bei Drehung von Infloreszenzen um 90°, derart, daß die Längsachse des Wickels vertikal stand, erfolgte eine Bewegung der Stiele nach abwärts. Da die Bewegung auch im Dunkeln vor sich geht, dürfte die zweite Möglichkeit, die geotropische Natur, sichergestellt sein.

Tradescantia commelinoides

und anscheinend auch Tr. macropoda, auf die ich bei der Durchsicht von Herbarmaterial aufmerksam wurde, und noch nicht lebend zu Gesicht bekam, zeigen ein von den übrigen Tradescantien völlig abweichendes Verhalten, was auch schon im Namen der ersteren zum Ausdruck kommt. Die beiden Hochblätter sind hier nicht wie gewöhnlich bei Tradescantia ausgebreitet, sondern, wie Linné sich ausdrückt, „complicatae, illis Commelinarum fere similes". Auffallenderweise erfolgen nun auch die Krümmungen in derselben Ebene wie bei Commelina. Die Blüten entfalten sich aufrecht, sind „primum sub spatha reconditi, florentes erecti spatham vix superantes, deflorati iterum reconditi"[1]). Die Krümmung erfolgt bei Rhoeo und Zebrina erst postfloral, und zwar ebenfalls in der Längsrichtung des Doppelwickels. Dieser Zusammenhang zwischen der dütenförmigen Ausbildung der Hochblatthülle und der Krümmungsrichtung innerhalb der Gattung Tradescantia[1]) ist bisher meines Wissens für teleologische „Erklärungs"versuche noch nicht herangezogen worden. Hier erscheint es wichtiger darauf hinzuweisen, daß tatsächlich auch die Symmetrie der Blüte mit der von Zebrina usw. übereinstimmt, in dem abweichend von den

1) Linné, VII, 2. T.

anderen Tradescantia-Arten, Kelchblatt 1 das unpaare bleibt und die Blüte zu einer klinotrophen wird. K_1 trägt allein, auch noch zur Blütezeit, auf seinem Rücken eine kräftige Haarleiste und ist in der Größe von den beiden anderen unterschieden.

Cochliostema odoratissimum.

Bei dieser prächtigsten aller Commelinaceen stehen die großen einfachen Blütenwickel ohne jeglichen Hochblattschutz, frei, zu Trauben zusammengesetzt, in den Blattachseln an dem radiären aufrechten Sproß. Die Achse der einzelnen Wickel ist in der Symmetrieebene gegen die Spitze eingekrümmt, die Knospenstiele selbst jedoch wieder nach der entgegengesetzten Seite aufgebogen (VI, 30). In dieser Ebene liegt auch, wie bei Commelina, die Symmetrieebene der einzelnen Blüten, die sich hauptsächlich in der Ausbildung des Kelches und des merkwürdig gestalteten Andröceums dokumentiert. Die Blüte, in geöffnetem Zustand jeweils an der Grenze von gestrecktem und eingekrümmtem Infloreszenzteil stehend, krümmt sich postfloral in derselben Ebene und Richtung wie präfloral, jetzt nach der Aufrichtung der Achse aber nach abwärts, wobei das unpaare Kelchblatt auf die konkave Seite kommt. Während aber bei Commelina die Seite von K_1 die geminderte war (ausgenommen im Kronblattkreis), stellt sie bei Cochliostema die geförderte dar. Fruchtansatz wurde nicht erzielt, die geschilderte Bewegung erfolgte an unbefruchteten Blüten.

Eine eigenartige Mittelstellung nimmt die Gattung

Tinantia

ein, von der Tinantia fugax untersucht werden konnte. Die einfachen Wickel stehen hier am Ende der Sprosse einzeln oder gabelig zu zwei bis dreien. Sie entbehren eines Hochblattschutzes, sind dafür aber kräftig behaart. Die Wickelachsen sind ebenso wie die Knospenstiele zunächst gegen den Vegetationspunkt eingerollt, der abgeblühte Teil ist wie bei Commelina gerade gestreckt. Daß die Einrollung der jungen Infloreszenz nicht allein auf Epinastie beruht, scheint mir daraus hervorzugehen, daß die Knospen vor der Entfaltung bei Richtungsänderung noch Lagenveränderungen, wenn auch bei dem geringen Längenwachstum nur mehr schwach, ausführen. Umgekehrt beruht die Streckung des abgeblühten Infloreszenzteiles auf Höhersteigen der negativ geotropischen Sproßregion, denn bei Umkehrversuchen wird sie eingestellt. Bei der präfloralen Einkrümmung fällt wie bei Commelina K_1, das jedoch morphologisch nicht unterschieden ist, auf die konvexe Krümmungsseite. In dieser Ebene ist auch die entfaltete Blüte dorsoventral. Es sind nämlich die drei nach oben, gegen K_1 gerichteten Staubblätter anders ausgebildet als die übrigen und der Fruchtknoten hat in der

---

1) Ob die Art überhaupt eine berechtige Stellung in dieser Gattung besitzt, soll nicht erörtert werden.

Anthese eine schräge, von K_1 abgekehrte Lage, während der Griffel umgekehrt aufwärts gebogen ist. Diese Blütensymmetrie ist allerdings nur vorübergehender Natur. Die Staubblattdifferenzierung tritt, wie schon Clarke angibt (1904, p. 21), erst spät auf, ebenso die schiefe Fruchtknotenstellung, und nach dem Abblühen stellt sich der heranwachsende Fruchtknoten schleunigst gerade, so daß die Frucht radiäre Ausbildung hat. Es ist dies von Wichtigkeit, denn die postfloral einsetzende Nutation erfolgt nicht in der zur Blütezeit vorhandenen Symmetrieebene, sondern um 45° nach außen gedreht rechts und links vom Vegetationspunkt vorbei, somit, wie aus IV, 12 u. 13 sichtlich, nach der der nächstälteren Blüte abgekehrten Seite. Dabei kommt K_2 auf die konkave Krümmungsseite zu stehen. Diese postflorale Krümmungsrichtung entspricht derjenigen von Tradescantia virginica usw. mit dem Unterschiede, daß bei Tradescantia diese Richtung mit der Wickelachse nahezu um 90° divergiert. Es hängt dies damit zusammen, daß in der Infloreszenz von Tradescantia die Blüten in viel engeren Zickzack angeordnet sind als bei Tinantia, in beiden Fällen aber ist es die der Abstammungsachse, d. i. der nächstälteren Blüte abgekehrte Seite.

Von hohem Interesse war die Frage: Sind bei Tinantia nicht noch Andeutungen einer der von Tradescantia entsprechenden Blütensymmetrie vorhanden? Und das hat sich tatsächlich als richtig erwiesen. An jungen Blütenanlagen sind lange Zeit K_1 und K_3 nahezu gleichstark und gleichartig entwickelt gegenüber K_2, hohl-kahnförmig gestaltet und kräftiger behaart als das mehr flach geformte, kürzere und von K_1 und K_3 überdachte K_2. Man vergleiche eine junge Infloreszenz (IV, 14) mit der von Tradescantia (IV, 9) und Rhoeo (IV, 8). An älteren Knospen verschwinden diese Symmetrieverhältnisse im Kelch, dafür treten die oben geschilderten in den Genitalien auf. Die Krümmung, die an den Knospen in der Längsrichtung parallel der Infloreszenzachsenrollung eintritt, hängt vielleicht mit der Gesamtsymmetrie der Infloreszenz, die ja von der der einzelnen Blüten unabhängig stets dieselbe bleibt, zusammen, was dann ebenso für Commelina gelten würde. Nach der Streckung der Achse aber, wo auch in der Blüte die Dorsoventralität geschwunden ist, kann es uns nicht übermäßig wundernehmen, wenn die Krümmung der Fruchtstiele einer Richtung folgt, die schon an den jungen Blütenknospen als Symmetrieebene hervorgetreten ist (zur Vervollständigung vgl. p. 88!)

Tinantia ist auch insoferne von Interesse, als sie nach meinen bisherigen Beobachtungen die einzige Gattung unter den Commelinaceen darstellt, bei der zur Zeit der Fruchtreife eine Wiederaufrichtung des

Fruchtstieles erfolgt (IV, 12), was sonst bei Kapselfrüchten, wie wir sehen werden, sehr verbreitet ist. Dabei nimmt die Kapsel völlig vertikale Lage ein, sei es nun, daß der Stiel von Grund auf vertikal gerichtet ist oder durch eine Krümmung in seinem unteren Teil die Kapsel vertikal stellt.

In Hansgirgs Tabellen finden wir daher Tinantia fugax, undulata und erecta unter dem Oxalistypus aufgeführt und schon Linné gibt von Tinantia, seiner Tradescantia erecta Jacquin, die Diagnose: „Pedicelli floriferi suberecti, ante et post florescentiam unum latum versus decurvi, fructiferi erecti“ (X, 2, p. 1061). Das „unum latum versus“ müssen wir für die Postfloration wohl als Gegensatz zu den übrigen Tradescantien, nicht als völlige Übereinstimmung mit der Knospenlage auffassen. Die Blüten stehen zur Zeit der Anthese horizontal („suberecti“) in der Verlängerung der Infloreszenachse, als deren Fortsetzung ihr Stiel auch physiologisch erscheint. Eine orthotrope Aufrichtung ist erst der reifen Frucht vorbehalten. Der Fruchtansatz der im Freiland kultivierten Pflanzen war ungemein ausgiebig.

Daß für die Bewegungen die Schwerkraft ausschlaggebend ist, erschien von vornherein wahrscheinlich. Orientierungsversuche lieferten den Nachweis. Bei Umbiegen des Sprosses um 180° erfolgte die postflorale Krümmung nach der entgegengesetzten Seite nach abwärts, bei Niederlegen des Sprosses in die horizontale kam sie bei Vertikallage der jungen Frucht zum Stillstand. Bei der Prüfung der Wiederaufrichtung auf Geotropismus gelingt es zwar nicht durch Umkehrung die Geradestreckung zu verhindern. Daß aber doch negativer Geotropismus die Vertikallage der reifen Frucht verursacht, zeigt sich bei Horizontalorientierung, bei der, so oft auch der Versuch wiederholt wurde, stets Vertikalstellung der Kapsel resultierte (X, 78). Damit stimmt überein, daß ungeachtet der kleinen Verschiedenheiten in der Lage der Infloreczenz in der Natur die reife Kapsel stets vertikale Lage einnimmt. Aus dem Umkehrungsversuch dagegen geht hervor, daß außerdem auch noch Rektipetalität, bzw. Hyponastie, bei der Wiederaufrichtung im Spiele ist.

Damit ist aber die Mannigfaltigkeit in den Entfaltungsbewegungen der Commelinaceenblütenstiele noch keineswegs erschöpft. Bei allen bisher genannten Fällen verlief die Krümmung symmetrisch, in einer Ebene. Dies ist nicht der Fall bei den Blütenstielen von

Palisota Pynaertii Willden.,

deren interessantes Verhalten trotz seiner Auffälligkeit noch nirgends Erwähnung gefunden hat. Die kleinen Blütenwinkel dieser Pflanze stehen in großer Zahl, bis Hundert und darüber, ringsum an einer aufrechten Traubenachse, derart, daß die Wickelebenen vertikal mit dem Vegetationspunkt nach abwärts gerichtet sind. Sie sind völlig hochblatt-

und deckblattleer und schließen durch ihre gedrängte Stellung zu einem dichten zylindrischen Blütenstand zusammen, der sich über das Blattwerk erhebt.

Die Wickelachse ist wie bei Cochliostema nach vorne eingekrümmt, die einzelnen Knospen stehen aber daran ohne eine Krümmung ihres Stieles senkrecht ab. Nach dem Abblühen vollführt nun der Blütenstiel eine ganz scharfe schraubige Einrollung, durch die er die Blüte nahe an die Wickelachse heranzieht. Die Einrollung beträgt zwei volle Windungen, zwischen denen — es wurden Dutzende von Infloreszenzen daraufhin angesehen — stets ein Umkehrpunkt liegt. Die basale Windung verläuft im Uhrzeigergegensinn, die obere umgekehrt (VI, 31).

In der Blüte ist nur das Andröceum dorsalventral ausgebildet. Von dem allein fertilen inneren Staubblattkreis ist das zwischen K_2 und K_3 fallende, also gegen den Vegetationspunkt gekehrte Staubblatt kräftig entwickelt und führt auch eine den beiden anderen fehlende Bewegung aus. In dieser Ebene, die der von Commelina entspricht, beginnt auch die Einkrümmung nach der Anthese, zunächst symmetrisch, sehr bald aber mit der charakteristischen Schraubenrollung. Fruchtansatz wurde nirgends beobachtet.

Daß die Einrollung unter Wachstum erfolgt, dürfte kaum zweifelhaft sein. Eine Messung an dem etwa nur 10 mm langen Stiel nach der Einrollung ist ausgeschlossen. Eine merkliche Verlängerung der Zellelemente im Stiel bei Untersuchung ungekrümmter und gerollter Stiele war ebenfalls nicht zu konstatieren. Dagegen gelang es durch Messung während der ersten Phase der Einkrümmung an zwei Stielen eine wenn auch schwache Verlängerung (um 0,5 bzw. 0,75 mm) festzustellen. Um eine Verkürzung handelt es sich also sicher nicht. Eine solche müßte sich in der Länge der Zellen bemerkbar machen, wenn sie als Ursache für die überaus kräftige Rollung gelten sollte.

Da ein Zustandekommen dieser Einrollung durch äußere Einflüsse als ausgeschlossen erschien, mußte die Ursache in inneren Gründen, mit anderen Worten in einem asymmetrischen Bau des Stieles gesucht werden. Die Vermutung, daß, wie in anderen Fällen, ein spiraliger Verlauf der Epidermis- oder Rinderzellen oder der Leitbündel vorhanden sei, bestätigte sich nicht. Dagegen liefert der Querschnitt des Stieles ein asymmetrisches Bild (V, 18). Die Asymmetrie äußert sich im Umriß, der Unregelmäßigkeit in der Mächtigkeit der Rinde und in der Gestalt des Zentralzylinders. Besonders deutlich wird dies, wenn man damit den Querschnitt eines Stieles in Vergleich setzt, der sich symmetrisch krümmt, etwa von Commelina coelestis (V, 17). Bei dem einseitigen Wachstum, das nach Analogie mit den übrigen ähnlich gebauten Gattungen (etwa Cochliostema) und dem Verhalten unmittelbar nach der Anthese sicher vorliegt, muß ein solcher Blütenstiel, wenn er nicht durch einen äußeren Einfluß, etwa bei ausgeprägter geotropischer Reizbarkeit,

daran gehindert wird, eine asymmetrische Krümmung ausführen. Ob befruchtete Blüten wie bei Commelina geotropisch reagieren, vermag ich nicht zu sagen. Palisota verhält sich zu Commelina ähnlich wie Cyclamen europaeum zu C. persicum, doch ist hier die Asymmetrie eine konstante. Sie ist auch insofern von Interesse, als die für Cyclamen und Vallisneria konstruierten teleologischen Deutungen sich hier nicht anwenden lassen. Verschiedene Bedeutungen, an die man denken könnte, so z. B. eine Isolierung der jeweils zur Anthese gelangenden Blüten für den Insektenbesuch, würden ebensogut durch eine normale, symmetrische Einkrümmung erreicht.

Commelinaceen ohne Bewegungen der Blütenstiele.

Nach dieser Fülle von Erscheinungen ist es fast geboten, auch kurz auf diejenigen Formen hinzuweisen, die keine Krümmung ihrer Blütenstiele zeigen. Wir können sie einteilen in solche, die ganz oder nahezu ungestielt sind und folglich zu einer Krümmung ohnedies nicht befähigt sind, und solche, die einen deutlichen Blütenstiel besitzen.

Zu ersteren gehört vor allem die Gattung Cyanotis, von der mehrere Arten lebend zur Beobachtung gelangten, mit ihr aber noch eine größere Zahl anderer Gattungen. Zur zweiten gehört z. B. eine von den gewöhnlichen abweichende Tradescantia-Art, nämlich

Tradescantia geniculata.

Ihre Blüten bilden winzige einfache Wickel, die zu einer ansehnlichen Rispe zusammengesetzt sind. Ein schützendes Hüllblatt fehlt, die Vorblätter sind ebenfalls nur klein ausgebildet. Die erste Blüte steht in der Verlängerung des Rispenastes und behält diese Stellung bei. Bei der weiteren Entfaltung des Wickels krümmt sich dessen Achse in der Wickelebene ein, die Blütenstiele selbst aber bleiben völlig gerade gestreckt und stehen strahlenförmig in einer Ebene, den Speichen eines Rades vergleichbar, von der Achse ab (V, 19 a u. b). Ganz ähnlich verhält sich die Wickelachse von Cyanotis cristata, bei der aber die Blüten ungestielt zwischen ihren großen, sichelförmigen, sich dachziegelig deckenden Vorblättern sitzen. Dieselbe Einkrümmung der Wickelachse kennen wir von den jungen Infloreszenzen von Cochliostema und Palisota, auch Commelina und Tinantia, bei ihnen erfolgt aber wieder eine Streckung. Gleichfalls ungekrümmt bleiben die Blütenstiele in den kleinen Doppelwickeln von Callisia Martensiana, die ähnliche Rispen wie *Tradescantia geniculata* bilden.

Damit ist der beschreibende und physiologische Teil erledigt. Im Anschluß daran sei zunächst eine Frage gestreift, die Clarke in seiner Arbeit (1904, p. 29) berührt und die mit den hier aufgerollten Fragen in Zusammenhang steht. Auch Clarke ist die Tatsache aufgefallen, daß die Krümmung der Blütenstiele — er berücksichtigt allerdings nur die der Knospen — in engem Zusammenhang mit der Dorsoventralität

der Blüte steht. Es fand, daß bei geraden ungekrümmten Knospenstielen die Blüte radiäre Ausbildung zeige, z. B. bei Rhoeo discolor. Wenn aber die Knospenstiele gekrümmt seien, so werde eine Seite der Blüte in der Organausbildung gefördert, und zwar immer jene, welche mit der konvexen Seite des Stieles zusammenfalle. Ähnliche Beziehungen will er bei allen von ihm untersuchten Infloreszenzen von Commelinaceen gefunden haben und spricht von dem „Einfluß, den die Stellungsverhältnisse auf die Zufuhr des Nährstoffstromes ausüben". Als Beispiele gibt er Ansichten von jungen Infloreszenzen von Cochliostema, Commelina und Rhoeo und die dazu gehörigen Blütenquerschnitte. Ich glaube nach meinen Untersuchungen ausprechen zu dürfen, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen, als es hiernach scheinen möchte. Zunächst sei bemerkt, daß gerade bei den Beispielen, die Clarke gibt, Cochliostema und Commelina, die geförderte Seite in der Blüte mit der konkaven, nicht der konvexen zusammenfällt. Man vergleiche nur seine Diagramme und bedenke, daß der markierte Kelchteil (K_1) der dem Vegetationspunkt abgekehrte ist. Weiterhin sei angeführt, daß auch die Blüten, die Clarke als radiäre bezeichnet und die keine präflorale Krümmung zeigen, wie Rhoeo und Tradescantia, doch, wie wir gesehen haben, zeitweise deutlich dorsoventral sind, was somit unerklärt bliebe. Noch weniger stimmt dies bei Zebrina und Tradescantia commelinoides. Die postfloralen Krümmungen bleiben dabei überhaupt völlig außer acht, da man sie schwerlich für die Ernährungsverhältnisse der Knospe verantwortlich machen kann.

Nach des Verfassers Ansicht ist das kausale Verhältnis, wenn überhaupt ein untergeordnetes, eher umgekehrt. Das Primäre wäre die Dorsoventralität der Blüte, bzw. schon von der Infloreszenzachse aus eine ungleiche Ernährung zweier Seiten, die sich in der Ausbildung der Organe und dem nastischen Wachstum des Stieles äußert. Es tritt ja auch die Dorsoventralität viel früher am Vegetationspunkt auf, zu einer Zeit, wo ein Blütenstiel überhaupt noch nicht vorhanden, viel weniger noch gekrümmt ist. Diese ungleiche Nährstoffzufuhr muß sich nicht durchswegs in allen Organen als eine Förderung derselben Seite äußern, wie auch in einer Papilionaceenblüte Kelch und Andröceum hypotroph, die Blumenkrone epitroph ist. Ein solcher durch Korrelation bedingter Wechsel ist es auch, wenn in einer Commelinablüte die K_1-Seite in Kelch, Andröceum und Gynäceum die geminderte, in der Krone die geförderte ist. In gleicher Weise kann eine Seite in der Ausbildung der Organe die bevorzugte, im Wachstum des Stieles die benachteiligte sein und umgekehrt: Knospen von Commelina und Cochliostema. Bei

Rhoeo, Tradescantia und Zebrina tut sich die geförderte Seite zunächst nur in der Ausbildung der Organe, später auch im Wachstum des Stieles kund. Bei Commelina kehrt sich das einseitige Wachstum des Stieles im Laufe der Entwicklung korrelativ um.

Das Résumé aus diesen Betrachtungen aber ist und bleibt ein engster Zusammenhang zwischen der Symmetrieebene und der Krümmungsrichtung, der hier auf systematisch engem Gebiete, bis in die Gattung hinein, auffällige Wechselbeziehungen zeitigt (Tradescantia).

Eine spezielle biologische Deutung dieser Erscheinungen ist bisher nur von Lindman in rein teleologischer Weise versucht worden. Ein Mangel haftet aber seinen Ausführungen schon dadurch an, daß er nur zwei Formen, Commelina coelestis und Tradescantia virginica, in Vergleich setzt. Bei Commelina findet er schon die Anordnung der Blüten „i hög grad lämpad att bereda efterblomman skydd". Im folgenden werden die Bewegungen der Blütenstiele, der ganzen Infloreszenz, die Gestalt der Hülle, das postflorale Verhalten der Blütenblätter in dem angegebenen Sinne ausgelegt. Bei Tradescantia hebt er zwei Unterschiede gegenüber Commelina hervor: 1. die krautige, derbere Beschaffenheit der Kelchblätter, die einen Ersatz der Hochblattdüte darstellen, und 2. die langen Blütenstiele: „blomskaften ärs betydligt längre, ty[1]) för att böja sig tillbaka licksom hos föregående slägte, ega de här intet utrymma in svikelns plan, der det motsatta bladveckets svikel hindrar, utan skaftet måste böja sig ur bladvecket omvexlande åt höger och venter och söka en obemärkt plats under svepebladen." Deshalb also *sind* die Blütenstiele so lange, weil im Wickel kein unbemerkter Platz für die Früchte da ist und zum nächsten Ruheplätzchen ein so weiter Weg zurückzulegen ist. So „erklärt" sich auch die veränderte Route, die die Stiele einschlagen. Immerhin ist ein derartig verwickeltes Verhältnis auch Lindman nur mehr erklärlich erschienen „ur inre grund, en spontan *nutation för* att såridt möjligt är dölja fruktanlaget". Was mit dem „inre grund" und der „spontan nutation" gemeint ist, ist mir nicht klar geworden (1884, p. 48/49).

Daß die Blütenorgane von Commelina viel weniger derb und widerstandsfähig gebaut sind, als etwa die von Tradescantia, besonders Tr. virginica, ist richtig, ja dies erstreckt sich sogar auf alle Arten, deren Blüten in einer festumschlossenen Hochblatthülle zur Entwicklung kommen, wie Rhoeo und Zebrina. Ist es aber nicht naheliegender eben diese eigenartige Lebensweise als Ursache ihres anatomischen Baues

1) Im Original nicht gesperrt!

aufzufassen? Ein Blütenstiel von Commelina ist ja während seiner Jugendzeit mit der Knospe ständig in Schleim gehüllt und zeigt in seinem anatomischen Bau alle Merkmale einer Wasserpflanze: Zarte Epidermis, Mangel der Behaarung, starke Reduktion der wasserleitenden Elemente, reichliches Durchlüftungssystem (V, 17), also auch Eigenschaften, die mit der Schutzbedürftigkeit nichts zu tun haben. Für Tradescantia virginica als einer nordamerikanischen, ausnahmsweise extratropischen Planze, vielleicht auch noch für Commelina coelestis ließe sich eine gewisse Schutzbedürftigkeit ja noch akzeptieren, wir wissen aber, daß sie das in Frage stehende Verhalten, mit den ganzen in der Hauptsache ausgesprochen tropischen Gattungen teilen. Wenn wir ferner eine Erscheinung in einer Gattung bei Urwaldpflanzen ebenso antreffen wie bei Steppen- und Wüstenpflanzen, dagegen bei anderen Gattungen, die unter denselben Bedingungen leben, nicht, so werden wir darin zunächst viel eher in der Organisation bedingte und nicht zum Schutze der Blüten erworbene Einrichtungen erblicken müssen. Und daß die Organisation als Grundlage für die verschiedenen Entfaltungstypen vorhanden ist, war ja das Ergebnis der im ersten Teil vorgeführten Untersuchungen.

Dagegen zeigt ein Vergleich, daß überall dort, wo eine große, in der Längsachse zusammengefaltete Blattdüte vorhanden ist, auch die Krümmungen der Blütenstiele in dieser Ebene verlaufen; so bei Commelina, Rhoeo, Zebrina, besonders auffällig in der Gattung Tradescantia bei Tr. commelinoides. Wir wissen nun, daß die Bewegungen in dieser Ebene bei ihnen dadurch ermöglicht werden, daß sich die Symmetrieebenen der Blüten auch in dieser Richtuug entwickeln. Man wird nun aber wohl nicht, auf teleologischer Bahn ins, wie Goebel sagt, metaphysische weiterschreitend, annehmen wollen, diese Bauverhältnisse seien eben so um die Bewegungen zu ermöglichen. Ich erblicke vielmehr in beiden Erscheinungen, der Gestalt des Hüllblattes und in der Lage der Blütensymmetrie, Äußerungen ein und derselben Ursache, nämlich einer bis ins Höchste gesteigerten symmetrischen Ausbildung längs der Hauptachse der Infloreszenz. Diese aber durch Anpassung erklären zu wollen, wird ebenso unmöglich sein, wie die Lindmansche Auffassung, die Anordnung der Blüten sei „i hög grad lämpad[1]) att bereda efterblomman skydd".

An die Commelinaceen schließe ich die Besprechung einer Reihe von Nutationsbewegungen, wie sie die Gattung

---

1) Im Original nicht gesperrt!

Allium,

namentlich in der Präfloration aufweist, weil sie uns den Typus liefern, nach dem die meisten, wenn nicht alle Nutationen, an Knospenstielen verlaufen. Ich beginne mit

Allium neapolitanum,

weil auch mir die Untersuchung dieser Art als Ausgangspunkt für die weitere Beobachtung der Gattung diente. Der wie bei allen Allium-Arten mit einer Scheindolde abschließende Stengel zeigt vor der Blütezeit eine sehr kräftige Abwärtsbiegung, die zur Zeit der Anthese wieder ausgeglichen wird. Sie beginnt sehr frühzeitig, kurz nachdem die Knospe aus der obersten Blattscheide heraustritt. Dabei ist diese nur anfänglich etwas schleifenförmig übergebogen, sehr bald aber dauernd vertikal nach abwärts gerichtet. In dieser Knospenlage wächst der Stengel bis zu seiner definitiven Länge von 30—40 cm heran. Erst sehr spät, wenn er schon fast ausgewachsen ist, richtet er sich allmählich auf und noch, während die Stengelspitze gebogen ist, wird die Hochblatthülle gesprengt und die ansehnlichen weißen Blütensterne beginnen sich zu entfalten.

Zunächst bietet A. neapolitanum ein sehr schönes Beispiel zur Demonstration des Zusammenhanges der Krümmungsrichtung und Sproßsymmetrie. Der Stengel hat nämlich einen auf den ersten Blick in die Augen fallenden dorsoventralen Querschnitt, eine völlig abgeflachte und eine stark gewölbte Seite, die mit scharfen, fast flügeligen Kanten aneinander grenzen (V, 20). Es fiel nun bei sämtlichen mir zur Verfügung stehenden Pflanzen — es waren insgesamt nur sieben Infloreszenzen — die konvexe Seite der Krümmung zusammen mit der abgeflachten Stengelseite. Der Krümmungsscheitel liegt bei Beginn der Krümmung ungefähr 3—4 cm unter der Knospenhülle, ebenso aber auch an dem nahezu ausgewachsenen Stengel. Es scheint also, als ob der obere Teil, ohne selbst zu wachsen, durch starke Streckung des unteren hochgehoben würde. Es war daher von Interesse, die Wachstumsverteilung und das Verhältnis von Krümmungsscheitel und Wachstumsregion festzustellen.

Zu dem Ende wurde am 19. Jan. ein Stengel, der von der Öffnung der obersten Blattscheide bis zur Knospe eine Länge von genau 10 cm aufwies und seine Nutation schon vollständig ausgeführt hatte, durch Tuschemarken auf seiner konvexen, flachen Seite in 10×10 mm eingeteilt und in Abständen von 3—4 Tagen auf den Neuzuwachs der einzelnen Zonen nachgeprüft bis zu seiner völligen Streckung, die einige Tage nach der Öffnung der ersten Blüten am 16. Febr. eintrat. Schon daraus ergab sich, daß zunächst nur die basale, in den Blattscheiden eingehüllte

Region einen merklichen Zuwachs, diese allerdings einen ungemein kräftigen erhält. Das maximale Wachstum muß in dieser Zeit noch ein gutes Stück unter der markierten Region, an der Basis des Sprosses gesucht werden. Allmählich werden auch die unteren Markierungszonen vom Wachstum ergriffen und von da aus, nach oben fortschreitend, immer höhere Zonen. Gleichzeitig erlosch damit das Wachstum an der Basis. Um die Zone des jeweils relativ stärksten Wachstums hervortreten zu lassen, wurde für die einzelnen Zonen der jeweilige, d. h. an den einzelnen Terminen erfolgte Zuwachs prozentual berechnet. Dadurch wurde ersichtlich, daß die maximale Wachstumszone von der Basis höher steigt bis zur Knospe. Vergleicht man damit den Krümmungsscheitel, wobei allerdings nicht sein Abstand von dem Hüllblatt — denn auch die obere Zone wächst in die Länge —, sondern seine Lage zu den fixen Markierungspunkten ins Auge zu fassen ist, so zeigt sich, daß auch der Krümmungscheitel sich nach oben verlagert. Ursprünglich zwischen Marke 3 und 4, also bei 35 mm primärer Markierung, liegt er am 7. Febr. bei 20 mm, am 10. Febr. bei 15 mm primärer Markierung. Dabei behält er immer einen Vorsprung vor der wandernden Wachstumszone. Bald nach Erledigung dieser Messung erschien die Arbeit von H. Schulz (1921), die bei ähnlichen Messungen an Papaverknospenstielen ganz dasselbe Verhalten — Höhersteigen des Krümmungsscheitels und dahinter der maximalen Wachstumszone — konstatiert hatte. Überhaupt ist das physiologische Verhalten der beiden Objekte ein weitgehend übereinstimmendes. Um die eventuelle weitere Verbreitung dieser Verhältnisse festzustellen, wurden von mir dann noch zwei solcher Messungen an Cotyledon agavoides und Tussilago farfara vorgenommen, über die später zu berichten ist.

Vergleicht man die einzelnen Stadien bezüglich der Markierungszonen genauer, so findet man, daß die ursprüngliche Krümmungsregion später völlig ausgeglichen ist, daß trotzdem aber die Knospe stets vertikal abwärts sieht. Dem allmählichen Ausgleich von unten her wirkt eine Fortführung der Krümmung im oberen Teil entgegen. Schon dies macht es äußerst wahrscheinlich, daß ein positiv geotropisches Verhalten des Sproßgipfels vorliegt. Diesem „Ausgleich der Krümmung durch Höhersteigen des Krümmungsscheitels“, wie es künftig genannt werden soll, ist ein anderer Typus gegenüberzustellen, bei dem die Aufrichtung ohne weitere Abwärtskrümmung des Gipfels erfolgt und den H. Schulz an geköpften Stielen von Papaver als „hebelartige Aufrichtung“ beschreibt, der aber auch sonst allenthalben zu finden ist. Die hebelartige Aufrichtung trat auch bei A. neapolitanum ein an zwei jungen Stengeln, denen die Knospen abgeschnitten worden waren. Auch hierin ist Übereinstimmung mit Papaver vorhanden. Die Aufrichtung wurde allerdings in der Horizontallage sistiert, jedoch, wie die Messungen zeigten, infolge Wachstumseinstellung.

Die schon oben ausgesprochene Vermutung, daß die Bewegung eine induzierte sei, wurde dadurch bewiesen, daß ein schon kräftig gestreckter und nutierender Stengel so um 180° übergebogen und unter-

halb des Krümmungsscheitels festgebunden wurde, daß die Öffnung des Bogens nach oben gerichtet war. Nach wenigen Tagen hatte sich der obere, jetzt aufwärts gerichtete Teil wieder vertikal abwärts gewendet und dabei unregelmäßige Torsionen vollführt, worin sich die Abhängigkeit von der Dorsoventralität des Stengels wiederspiegelt. Auf die Frage, ob die Induktion in Helio- oder Geotropismus zu suchen ist, was bei dem spärlichen Material von A. neapolitanum nicht entschieden werden konnte, wird bei A. insubricum und narcissiflorum noch eingegangen.

Die Sprengung der Hülle und das Aufblühen beginnt, wie schon eingangs erwähnt, noch bei nickender Lage der Infloreszenz. Dabei sind die Knospenstiele zunächst ebenfalls nach abwärts gerichtet. Sowie aber der Stengel gerade gestreckt ist — er war dabei nie völlig aufgerichtet, sondern infolge seiner Länge und des Gewichtes der Blüten schräg niedergebogen —, reagieren die jetzt noch nicht abgeblühten Knospen energisch negativ geotropisch, sie nehmen bei Lagenänderung in kurzer Zeit wieder vertikale Orientierung an und zeigten auch bei der einseitigen Beleuchtung keinerlei Beeinflussung durch das Licht. Dieses verschiedene Verhalten der ersten und späteren Knospen zeigt, daß der negative Geotropismus der Blütenknospen nicht eine mit einem bestimmten Entwicklungsstadium der Blüten zusammenhängende Erscheinung darstellt — er kommt ja bei den ersten Blüten überhaupt nicht zur Auswirkung —, sondern lediglich die Fortsetzung der über den Stengel hinaus in die Blütenstiele fortschreitenden negativ geotropischen Region, die den Stempelgipfel erst nach dem Aufblühen der ersten Knospen erreicht, sich dann aber in den noch jungen kräftig wachsenden Knospenstielen viel rascher äußern kann als in dem niedergedrückten, kaum mehr wachsenden Sproß selbst.

Die geotropische Empfindlichkeit der Knospen verschwindet beim Aufblühen, um in den Blütenstielen nie wiederzukehren. Die Blüten selbst sind allseitig ungleichmäßig, bei einseitiger Beleuchtung gegen das Licht orientiert. Die Fruchtstiele werden bald nach der Anthese durch Ausbildung eines kräftigen Sklerenchymringes steif und das Wachstum bleibt nur an ihrer Basis erhalten. Hier krümmen sich die in der Scheindolde zu äußerst stehenden, also älteren Fruchtstiele scharf nach rückwärts infolge Epinastie. Die inneren bleiben mehr und mehr gerade, so daß die einzelnen Fruchtstiele strahlig auseinanderspreizen. Eine Beeinflussung dieser strahlenförmigen Entfaltung des Fruchtstandes durch horizontale oder inverse Lage konnte nicht erzielt werden.

Die ganz jungen Stengel von A. neapolitanum sind mit der Knospe nicht nur vertikal abwärts gerichtet, sondern stark schleifen-

förmig übergebogen, etwa bis zur Horizontalen. Es muß unentschieden bleiben, ob dies auf Epinastie oder, was mir unwahrscheinlicher dünkt, auf Lokalisation des Wachstums auf den unteren Teil der gekrümmten Zone, zurückzuführen ist, doch wird später bei A. ophioscordon nochmals daran zu erinnern sein.

Allium narcissiflorum Vill. (= A. pedemontanum W.) und **Allium insubricum Bois. et Rent.**

Diese beiden einander nahestehenden, ebenfalls mediterranen Arten mit prächtig rosafarbenen Glockenblüten stimmen in ihrem Verhalten in der Präfloration lange Zeit mit A. neapolitanum überein. Erst zur Blütezeit treten Unterschiede auf.

Der Querschnitt des Stengels ist auch hier nicht kreisrund, wie normal in der Gattung, sondern scharf zweikantig, abgeflacht (V, 21). Eine häufig auftretende stumpfe dritte Kante tritt gegen diese beiden völlig zurück. Der Stengel ist, wie häufig in der Gattung, etwas tordiert, in der Krümmungszone ist aber fast stets festzustellen, daß die durch die beiden flachen Seiten gehende Symmetrieebene mit der Krümmungsebene zusammenfällt. In 21 von 28 daraufhin wahllos untersuchten Pflanzen war dies deutlich, bei den übrigen war die Krümmungsebene durch die Torsion verwischt. Welche von den beiden abgeflachten Seiten zur konkaven wird, ist ebenfalls nicht beliebig, sie war fast in allen Fällen bestimmt durch den an der Basis des Stengels stehenden Laubsproß. Durch die etwa eine halbe Umdrehung betragende Torsion des Stengels ist die Krümmung aber demselben fast regelmäßig äußerlich abgekehrt.

Wie bei A. neapolitanum wurde auch hier durch inverses Festbinden von schon gekrümmten Infloreszenzen, was im Freien an natürlich gewachsenen Pflanzen von A. insubricum geschah, ermittelt, daß die Nutation eine induzierte ist. Sodann wurden eine Reihe abgeschnittener und in feuchtes Sphagnum-Moos gesteckter Infloreszenzen im Dunkelraum in inverse Lage gebracht. Auch bei ihnen fand eine Neuorientierung nach der veränderten Schwerkraftsrichtung statt, was mit Sicherheit auf Geotropismus schließen läßt. Wurden dagegen junge Pflanzen mit noch nicht gekrümmten Stengeln ausgegraben und im Dunkelraum gehalten, so trat bei ihnen keine Nutation ein, obwohl sie kräftig, durch Etiolierung sogar übermäßig in die Länge wuchsen. Dasselbe Verhalten war schon bei einer jungen, ähnlich behandelten Pflanze von A. neapolitanum aufgefallen. Es kann dies seinen Grund nicht darin haben, daß die Krümmung eine rein negativ heliotropische ist, dagegen spricht der erste Dunkelversuch und noch mehr die ständige Vertikallage der Knospe. Wohl aber scheint zum Zustandekommen der geotropischen Perzeption oder erst Reaktion das Licht notwendig zu sein, sei es nun direkt oder infolge einer hemmenden Wirkung der Etiolierung. Die Vermutung, daß sich ein Unterschied in der Führung von Statolithenstärke zeigen könnte, hat sich nicht bestätigt.

In dem Verhalten während und nach der Blütezeit ist ein Unterschied gegenüber A. neapolitanum als auch innerhalb der beiden Arten selbst vorhanden. Bei A. narcissiflorum ist bei Beginn der Blütezeit die Sproßspitze samt den Blüten nach abwärts gerichtet. Die völlige Streckung tritt entweder erst nach Abblühen sämtlicher Blüten oder gegen Ende der Blütezeit ein. In letzterem Falle führen die Stiele der jüngsten Blüten selbst noch eine positiv geotropische Krümmung aus.

Der gestreckte Stengel ist auch hier meist niedergebogen. Die Fruchtstiele stehen in seiner Verlängerung horizontal oder aufrecht ohne eine geotropische Beeinflussung, aber dicht beisammen, nicht strahlig gespreizt wie bei A. neapolitanum und reifen in dieser Lage ihre Früchte aus. „Fiori d'apprima penduli, poi eretti" (Flori e Paoletti). „Ombelle penchée avant l'anthèse, puis dressée, fastigiée on subhémisphérique" (Rony).

Der Unterschied in dem zeitlichen Ablauf der Bewegungen gegenüber A. neapolitanum liegt darin, daß sämtliche Blüten in nickender Lage sich entfalten und die Streckung wohl noch stattfindet, aber erst beim Abblühen der Infloreszenz. Zu einer negativ geotropischen Reaktion der Knospenstiele kann es natürlich dabei überhaupt nicht mehr kommen.

Noch weiter in dieser Richtung ist A. insubricum gegangen. Bei ihm entfaltet sich die ganze Infloreszenz in nickender Lage und behält diese Lage auch postfloral bei (V, 22): „Fiori sempre inclinati" (Fiori e Paoletti). Die Blütenstiele führen normal überhaupt keine Bewegung aus. Bindet man jedoch vor dem Aufblühen den Stengel aufrecht fest und ermöglicht durch Entfernen der Hochblatthülle den Blütenstielen eine Krümmung, so biegen sich diese alsbald allseitig abwärts (V, 23), worin zum Ausdruck kommt, daß auch die Blütenstiele wie der obere Stengelteil positiven Geotropismus besitzen, der auch bei A. narcissiflorum nur in den jüngsten Blüten noch zum Ausdruck kommt. Das Verhalten von A. insubricum stellt also gegenüber dem von A. neopolitanum ein gehemmtes dar, indem hier die Infloreszenz in ihren Bewegungen auf einem Grad der Entfaltung stehen bleibt, den A. neapolitanum nur während der Knospenzeit aufweist. A. narcissiflorum aber nimmt eine interessante Mittelstellung ein (X, 73).

Eine zeitliche Verschiebung nach der entgegengesetzten Richtung zeigt dagegen

Allium senescens L. (= A. montanum Schmidt),

das in der var. glaucum untersucht wurde (X, 73).

Auch hier ist die Knospe wie bisher in nickender Lage. Der Querschnitt des Stengels ist ebenfalls, trotz der großen habituellen Verschiedenheit der ganzen Pflanze, analog dem von A. insubricum zweischneidig-bikonvex und auch die Beziehungen zur Krümmungsrichtung ließen sich feststellen. Die Aufrichtung erfolgt jedoch relativ sehr frühzeitig, d. h. noch vor der Entfaltung der ersten Blüten. Gewöhnlich ist bei der Sprengung der Hülle die Aufrichtung vollzogen. Wenn in diesem Stadium jedoch der Stengel noch eine Krümmung aufweist, so richten sich die kräftiger wachsenden Knospenstiele entsprechend denen von A. neapolitanum vor demselben auf.

Eine teleologische „Erklärung" dieser Nutationen ist meines Wissens noch nicht versucht worden. Eine besondere Schutzbedürftigkeit ist für die rein mediterranen Arten, die aber auch in unserem Klima im Freien prächtig gedeihen, nicht anzunehmen, noch weniger eine verschieden lange Schutzbedürftigkeit je nach der Dauer der Nutationsperiode. Auch der Pollen ist bei A. insubricum nach Hallermeier (1921) in keiner Weise gegen Benetzung empfindlich, wie es Kerner (1891, p. 105) für nickende Blüten angenommen, aber nicht bewiesen hat. Daß die drei Arten A. senescens, neapolitanum und narcissiflorum Vorstufen darstellten auf dem Wege der schrittweisen Anpassung zu dem Verhalten von All. insubricum hin, wie es sich Hansgirg in ähnlichen Fällen vorstellt (1893, p. 113) ist ebensowenig einzusehen, denn bei keiner der vier Arten ist auch nur ein Anzeichen dafür vorhanden, daß sie ihren Lebensbedingungen nicht in vollkommener Weise gewachsen wären. Es ist ja auch die angegebene Reihe selbstverständlich nur als Stufenreihe, nicht als Ahnenreihe gedacht (im Sinne Abels).

Auffallend ist dagegen die Tatsache, daß alle vier Arten einen ausgesprochen abgeflachten Stengelquerschnitt aufweisen, während doch in der ganzen Gattung stielrunde und stets aufrechte Stengel die Regel sind. Es scheinen hier gewisse Beziehungen zu herrschen, die aber doch noch mit mehr Vergleichsmaterial zu belegen wären, wenn auch natürlich die abgeflachte Gestalt des Stengels noch keine Erklärung für das umgekehrt geotropische Verhalten seiner Spitze liefern kann. Bei A. angulosum mit ebenfalls deutlich abgeflachtem Stengel konnte ich keine Nutation beobachten, von Hansgirg (1893, p. 111) wird sie dagegen angegeben. Bei A. ursinum und paradoxum ist der Stengel unregelmäßig dreikantig. Bei den Arten mit rundem Stengel fand ich nur bei A. ochroleucum unregelmäßige, nicht konstante Nutationen.

Dagegen gehört hierher noch die abenteuerliche Einrollung, die der Stengel von

Allium ophioscordon Don (= A. controversum Schrad.)

regelmäßig in der Präfloration erfährt und die ihm auch seinen Namen eingetragen hat. Es rollt sich, wie aus Fig. 2 ersichtlich, der Stengel in seinem oberen Teil nach Art einer Uhrfeder, also in einer Ebene ein. Dabei macht er $1^1/_2$—2 Umdrehungen und mit einer erstaunlichen Regelmäßigkeit so, daß die obere Windung in die untere, äußere zu liegen kommt. Es ist das nur dadurch ermöglicht, daß die Wachstumsdifferenz der beiden Seiten nach der Spitze ganz langsam, aber ständig

zunimmt. An Dutzenden von Exemplaren konnte ich nur selten finden, daß der Stengel aus dieser Ebene merklich herausgekrümmt war. Es handelt sich also um eine streng symmetrische Krümmung, die nicht mit den asymmetrischen Schraubenrollungen verwechselt werden darf, wie sie etwa Vallisneria oder Palisota (VI, 31) aufweisen.

Eine ausgesprochene morphologische Dorsoventralität hat der Stengel selbst nicht, sein Querschnitt ist fast kreisförmig, in der Krümmungsrichtung manchmal etwas zusammengedrückt-oval. Die Hochblatthülle dagegen ist, besonders anfangs gleich nach Verlassen der Blattscheide, in einer Ebene flach S-förmig gebogen und mit dieser Ebene fällt die Krümmungsebene konstant zusammen. Gewöhnlich ist es zugleich die Ebene der zweizeilig stehenden Laubblätter, andernfalls können Torsionen des basalen Stengelteiles dies äußerlich verwischen.

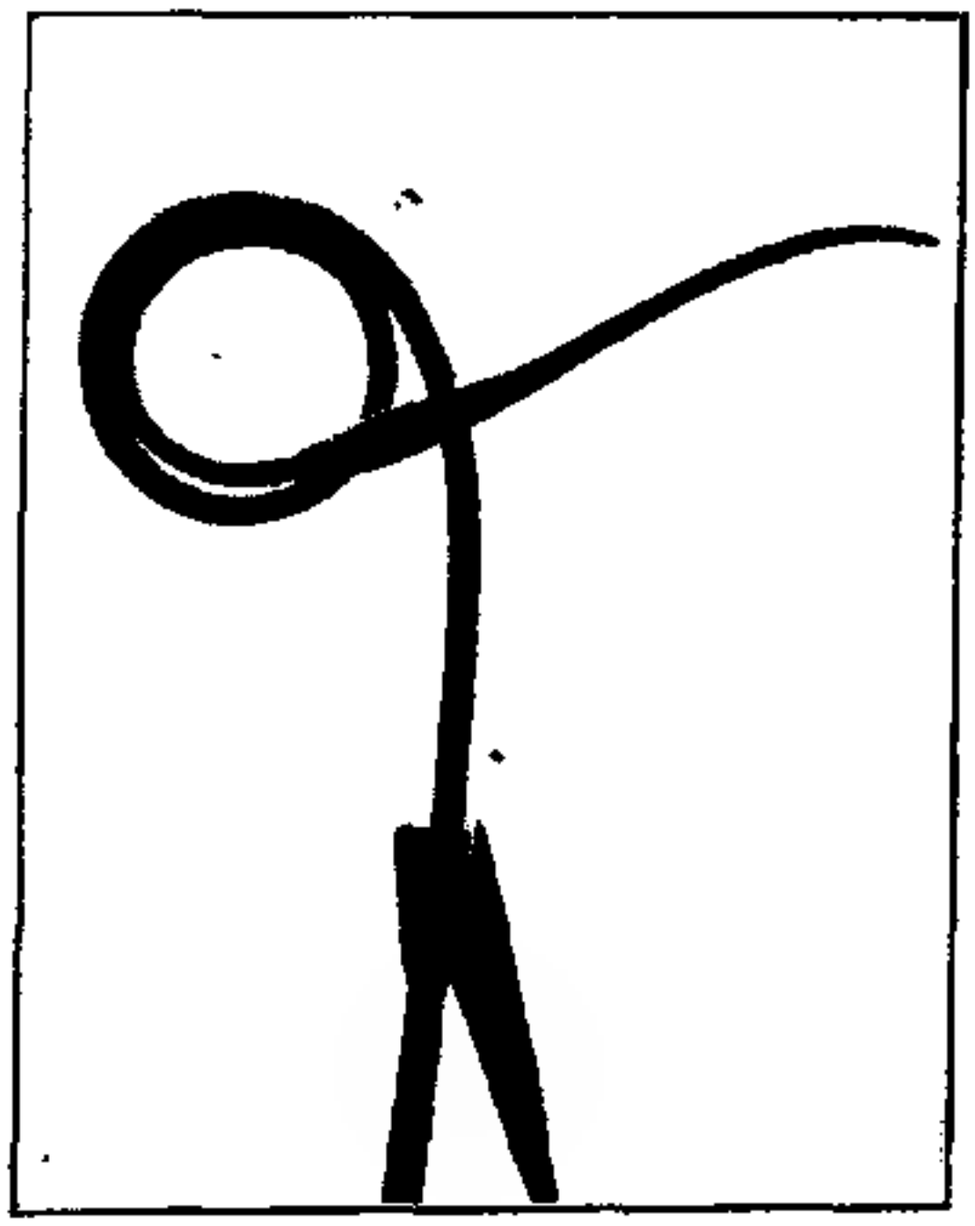


Fig. 2. Allium ophioscordon. Inflorescenz im präfloralem Entfaltungsstadium.

Wenn Vöchting (1882, Taf II, 1) einen Stengel abbildet, bei dem die Einrollung gerade so weit fortgeschritten ist, daß die Knospe abwärts schaut, so traf das in dem Einzelfalle sicher zu, wenn er aber sagt, dies sei regelmäßig der Fall, so stimmt das nicht mit den Tatsachen überein, und wenn er daraus den Schluß zieht, daß positiver Geotropismus vorliege, so fällt diese Folgerung mit der Voraussetzung. Die Rollung kann verschieden stark sein, in dem Falle der Fig. 2 war sie noch stärker als in der Vöchtingschen Zeichnung.

Bei der vor der Blütezeit erfolgenden Aufrichtung wird der Stengel von unten her nach oben fortschreitend allmählich gerade gestreckt. Dabei wurde durch Wachstumsmessung wie bei A. neapolitanum ermittelt, daß die zunächst basal liegende Zone des stärksten Wachstums zum Gipfel emporsteigt. Auch der Krümmungsscheitel, wenn man hier von einem solchen sprechen kann, muß dabei natürlicherweise höher steigen.

Es wäre vielleicht darauf hinzuweisen, daß überhaupt gegenüber A. neapolitanum kein prinzipieller Unterschied vorliegt. Die schleifen-

förmigen Einkrümmung des jungen Stengels, die schon erwähnt wurde, bildet die erste Andeutung von dem Verhalten von A. ophioscordon, hier allerdings sehr bald wieder rückgängig gemacht wird.

Die Frage, ob Epinastie oder Geotropismus oder beides zusammen als Ursache der Einrollung zu betrachten seien, konnte nicht endgültig entschieden werden. Auch Vöchting hat schon vergeblich in dieser Richtung experimentiert. An sich wäre es ja denkbar, daß der Stengel, zunächst nur im oberen Teil positiv geotropisch reagierend, von oben her nach unten fortschreitend sein Wachstum einstellt und daß sich zugleich damit die positiv geotropische Region nach unten ausdehne. Es wäre das ein dem späteren gerade entgegengesetztes Verhalten. Eine junge Pflanze wurde, als die Knospe aus der obersten Blattscheide hervortrat, ausgegraben, eingetopft und auf dem Pfefferschen Klinostaten in Rotation versetzt. Die Krümmung trat, bei zunächt kräftigem Wachstum ein, wurde aber bald sistiert. Die Infloreszenz entwickelte sich weiter. Es ließ sich aber nicht sagen, daß das Ausbleiben der Einrollung auf die Ausschaltung der Schwerkraft zurückzuführen sei, denn an ebenso behandelten, nicht rotierenden Pflanzen blieb die Einrollung ebenfalls aus, wohl als Folge einer durch das Verpflanzen verursachten Wachstumshemmung. Daß Epinastie im Spiele ist, erscheint mir durch die Regelmäßigkeit, mit der die Krümmung in einer Ebene erfolgt, als auch durch das Ergebnis des mangelhaften Klinostatenversuches als ziemlich sicher. Daneben halte ich das Vorhandensein von positiven Geotropismus nach Analogie mit den vorher behandelten Arten für wahrscheinlich. Daß auch noch andere, mir bisher lebend nicht zur Verfügung gestandener Arten Nutationen ihrer Stengel aufweisen, ist anzunehmen. Bei der großen Masse der Arten kommt der Stengel aufrecht zur Entfaltung.

Damit kommen wir zu den Bewegungen der Blütenstiele, soweit sie nicht schon bei den behandelten Arten erwähnt wurden.

Die Blüten stehen in ± dichten Scheindolden, ohne dabei für gewöhnlich eine einheitliche Orientierung zu besitzen. Ausnahmen bilden zunächst drei systematisch einander nahestehende Arten, A. pulchellum, A. carinatum und A. flavum.

Am schönsten zeigt das Phänomen

Allium pulchellum Don. (VII, 41)

Die Knospenstiele sind wie der Stengel aufgerichtet, die zentralen ohnehin, die peripheren durch eine Krümmung an der Basis. Auch nach Entfernen der Hülle behalten sie diese Lage bei. Die einzelnen, zur

Anthese gelangenden Blütenstiele biegen sich allseits nach abwärts, um sich nach der Bestäubung sofort wieder vertikal aufzurichten. Für die Lage der Knospen, Blüten und Früchte wurde durch Orientierungsversuche im Licht und im Dunkelraum nachgewiesen, daß negativer, bzw. positiver Geotropismus vorliegt, daß also eine zweimalige Umstimmung stattfindet. Ganz analog verhalten sich Allium carinatum und A. flavum. Es sind auch dies mit Ausnahme von A. carinatum rein südliche Arten.

Dagegen unterscheidet sich

Allium siculum

darin von A. pulchellum, daß die Nutation schon im Knospenstadium der Blüten erfolgt, die Aufrichtung aber ebenfalls erst nach dem Abblühen [nach H. Schulz; ich selbst habe die Art nicht beobachtet[1])]. Eine umgekehrte zeitliche Differenz weist

Allium pendulinum

auf, bei dem nach Parlatore (1852) die Blüten noch aufrecht ausgebreitet, die Früchte „undique penduli" sind. Allium siculum, pulchellum (usw.) und pendulinum stellen also wiederum eine Reihe mit nur zeitlichen Divergenzen dar.

Eine größere Verbreitung in der Gattung hat die Erscheinung, daß die Blütenstiele ohne einheitliche Stellung sind und sich postfloral negativ geotropisch aufrichten, also eine Nutation überhaupt nicht ausführen. Bei reichblütigen Infloreszenzen legen sich dabei die Blütenstiele nach der Blütezeit zu einem dichten Knäuel nach oben zusammen. Derart verhalten sich Allium roseum, giganteum, ochroleucum, sphaerocephalum, suaveolens und sicher noch eine größere Zahl von Arten. Umkehrungsversuche bei den vier letztgenannten Arten bewiesen, daß es sich tatsächlich um eine negativ geotropische Aufrichtung und nicht hyponastisches Zusammenlegen handelt. Bei A. giganteum, sphaerocephalum und ochroleucum ist die Entfaltung der Infloreszenz eine zentrifugale, bei A. sphaerocephalum wachsen überdies die zentralen Fruchtstiele bedeutend in die Länge, wie auch bei A. pulchellum, so daß ein kegelförmiger Fruchtstand resultiert.

Das dichte Zusammenlegen der Fruchtstiele mag vielleicht für die Ausstreuung der Samen von einiger Bedeutung sein, dem stehen aber zahlreiche Arten gegenüber, deren Fruchtstiele energisch auseinander spreitzen: All. ursinum, neapolitanum, odorum, karataviense usw., oder wie bei A. sphaerocephalum ungleich in die Länge wachsen.

Übrige Liliaceen.

Unter den übrigen Lilicaeen herrscht in den Einzelheiten der Krümmungserscheinungen größte Mannigfaltigkeit, die sich auch, wie bei Allium, in die Gattung hinein erstrecken kann. Verschiedene Objekte sind schon Gegenstand eingehender physiologischer Untersuchung ge-

1) Daß nämlich mit dem nicht existierenden „A. sicutum" nichts anderes als A. siculum gemeint ist, ergibt sich schon aus dem Beinamen „Nectaroscordon".

wesen. Überall hat sich Geotropismus, eventuell in Verbindung mit Rektipetalität, als Ursache der Bewegung herausgestellt. Im übrigen kann ich nur einige zusammenfassende Bemerkungen anschließen.

Für die kapselfrüchtigen Gruppen gilt fast durchgehends, daß die Fruchtstiele aufrecht bleiben, wenn die Blüten schon aufrecht stehen, oder sich erst postfloral aufrichten (Uvularia grandiflora, Galtonia, Fritillaria, Lilium Martagon, die meisten Aloë-Arten, Eremurus, Asphodeline lutea usw.), nur selten krümmt sich der Stiel einer kapselfrüchtigen Form postfloral abwärts (verschiedene Aloë-Arten nach Hansgirg, die kurzen, nur wenig über den Boden tretenden Blütenstiele von Asphodelus acaulis unter kräftiger schleifenförmiger Überbiegung [nach Sernander 1906]). Eine dritte Möglichkeit ist die, daß sich der Fruchtstiel an der aufrechten Infloreszenzachse steif horizontal stellt, wie bei mehreren Muscari-Arten. Bei Hansgirg finden wir die Liliaceen unter dem Aloë-, Veronica- und Aquilegiatypus eingereiht. Eine zweite Bewegung des Stiels zur Zeit der Fruchtreife ist mir von keiner einzigen Form bekannt geworden.

Bei den beerenfruchtigen Asparagoideen dagegen sind Krümmungserscheinungen nach der Blütezeit so gut wie fehlend. Bei nickender Blütenlage bleibt auch die Frucht nach abwärts gerichtet (Convallaria, Polygonatum, Streptopus), im anderen Falle bleibt sie aufrecht (Paris, Ruscus). Eine postflorale Abwärtskrümmung erfahren die zwar kapselähnlichen, aber fleischigen Früchte von Funckia (ovata und Sieboldiana).

Auf eine Pflanze muß noch etwas näher eingegangen werden, weil sie ein sehr eigenartiges, isoliertes Verhalten zeigt,

Bulbine longiscapa (VI, 32),

eine Blattsukkulente der Kapflora.

Die in großer Zahl in einer langen Ähre angeordneten Blüten — im Knospenstadium negativ geotropisch an die Achse angeschmiegt — stellen sich zur Zeit der Anthese horizontal. Beim Abblühen schließen sich die basal verwachsenen Perianthblätter dicht um den Fruchtknoten zusammen, sodann biegt sich der Stiel scharf nach abwärts ein, soweit, daß die Blüten wieder horizontal nach innen oder sogar schräg nach oben gerichtet sind, ganz ähnlich wie die Blütenstiele des kleinen dadurch „geokarpen“ Asphodelus acaulis (s. oben!). Diese Bewegung führen befruchtete und unbefruchtete Blüten in gleicher Weise aus; sie ist eine autonom-epinastische. Es gelingt nicht, sie durch Umkehrung der Infloreszenz in ihrer Richtung und Stärke zu beeinflussen. Die Stiele unbefruchteter Blüten welken in dieser Stellung langsam ab. Die der befruchteten dagegen beginnen sich schon nach wenigen Tagen wieder gerade zu strecken; zugleich schwillt jetzt der Fruchtknoten kräftig an und hebt die vertrocknete Perianthhülle als Kalyptra ab. In seiner definitiven Lage steht der Stiel vollständig gestreckt senkrecht von der Traubenachse ab. Auch diese Stellung beruht nicht auf (Horizontal-)Geotropismus, sie

erfolgt bei jedweder Orientierung in derselben Weise (in bezug auf den Sproß). Die Pflanze ist interessant, weil die sowohl von unbefruchteten als befruchteten Blüten ausgeführte Einkrümmung gerade von den (noch wachstumsfähigen) letzteren wieder aufgegeben wird. Etwas einigermaßen Ähnliches ist mir nur noch an dem später behandelten Convolvulus tricolor begegnet. Ob eine bestimmte Bedeutung damit verbunden sei, vermag ich nicht zu sagen. Hausgirg, der nur die Einkrümmung, nicht die Wiederaufrichtung beobachtet hat, stellt sie zum „Aloëtypus" und damit zu den „karpotropischen" Schutzkrümmungen — unbekümmert um ihre südafrikanische Heimat. Man könnte an eine Erleichterung der Selbstbestäubung bei ausbleibender Fremdbestäubung denken, wie es Kerner (1891, II, p. 377 ff.) für verschiedene Fälle angibt. Dagegen spricht aber der äußerst mangelhafte Samenansatz, unter Hunderten von Blüten kommen immer nur einige wenige Früchte zur Ausbildung. Bis zu weiteren Untersuchungen müssen wir uns wohl auf innere, vielleicht Stoffleitungsvorgänge vertrösten.

Sonstige präflorale Nutationen.

Im Anschluß an die Untersuchung von Allium neapolitanum wurden gelegentliche Beobachtungen über das Zustandekommen präfloraler Nutationen überhaupt angestellt, um eine eventuelle weitere Verbreitung der dortigen Verhältnisse festzustellen.

Zunächst wurde

Cotyledon agavoides

daraufhin untersucht.

Die jungen Infloreszenzen dieser Crassulacee richten sich positiv geotropisch nach abwärts, zunächst mit dem ganzen verzweigten, blütentragenden Teil. Der Krümmungsscheitel steigt allmählich höher, von dem Hauptsproß in die Infloreszenzäste hinein. Zur Blütezeit stehen die einzelnen Blüten an der Grenze von gestrecktem und nutierendem Teil. Diesem Höhersteigen des Krümmungsscheitels entspricht wie bei Allium neapolitanum auch eine aufwärts steigende maximale Wachstumszone, wie eine genaue Messung ergab. Die einzelnen Infloreszenzäste stellen rein wickelige Cymen dar. Die Krümmung erfolgt dabei in einer ganz bestimmten Ebene, nämlich der Längsebene des Wickels, wie auch bei der Einrollung der wickeligen Commelinaceen-Infloreszenzen. Sind die Infloreszenzen einseitig beleuchtet, so sind sie stets der Lichtquelle zugekehrt, dabei aber doch so orientiert, daß die einzelnen Wickelebenen senkrecht stehen.

Im übrigen waren genauere Messungen überflüssig, um in ähnlichen Fällen über die Wachstumsverhältnisse Klarheit zu bekommen. Dieser Krümmungsausgleich durch Höhersteigen des Krümmungsscheitels war bei präfloralen Nutationen auf Schritt und Tritt zu beobachten. Außer an Cotyledon agavoides wurde er festgestellt bei Cot. Scheideckeri, Echeveria Purpusii, bei der schönen Entfaltung von Bryophyllum calycinum. Um die weite Verbreitung einigermaßen zu zeigen, sei folgendes, vorläufiges Familien- und Gattungsverzeichnis gegeben:

Portulacaceen (Claytonia, Calandrinia); Caryophyllaceen (Silene, Spergula); Ranunculaceen (Anemone); Papaveraceen (Papaver); Saxifragaceen (Saxifraga mit zahlreichen Arten); Crassulaceen (Codyledon, Echeveria, Bryophyllum); Droseraceen Drosera); Nepenthaceen (Nepenthes); Oxalideen (Oxalis); Geraniaceen (Geranium, Erodium, Pelargonium); Linaceen (Linum); Cistaceen (Helianthemum, Fumana); Violaceen (Viola); Loasaceen (Loasa tricolor; Bloumenbachia); Solanaceen (Solanum); Borragineen (Borago, Omphalodes usw.); Kompositen (Lactuca, Leontodon, Kleinia, Arctotis, Cotula, Brachycoma, Tussilago, Microseris); Liliaceen (Allium); Commelinaceen (Commelina, Tinantia); Leguminosen (Lathyrus odoratus).

Es erhebt sich die Frage, ob nicht alle präfloralen geotropischen Nutationen diesen Typen angehören. Endgültig kann dies an dieser Stelle nicht entschieden werden, doch ist mir bis jetzt kein Fall bekannt, der sicher ein anderes Verhalten zeigte. Bei der Aufrichtung von Fruchtstielen scheint er dagegen nur selten vorzukommen (vgl. Tussilago und Ecballium).

Oxalis.

Bei dieser mit Hunderten von Arten über fast alle Kontinente und Zonen verbreiteten Gattung herrscht die denkbar größte Mannigfaltigkeit in der Lebensweise, es wechseln Kräuter mit Sträuchern, zarte Schattenpflänzchen mit sukkulenten Wüstenpflanzen, periodisch vegetierende Steppenbewohner mit vulgären Unkräutern, ja sogar Schlingewächse und schwimmende Wasserpflanzen sind bekannt geworden. Handelt es sich bei den Entfaltungsbewegungen um Anpassungserscheinungen, so müssen sich, wenn irgendwo, hier deutliche Beziehungen zu den Lebensverhältnissen erkennen lassen.

Eine Reihe interessanter biologischer und physiologischer Probleme, die sich an die Gattung knüpfen — Kleistogamie, Dimorphie und Trimorphie der Blüten, Ausschleuderungsmechanismen der Samen, vegetative Fortpflanzung, Schlaf- und Reizbewegungen — trugen dazu bei, daß die Gattung schon wiederholt die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt und den Gegenstand von Monographien gebildet hat. Die Entfaltungsbewegungen sind dabei bestenfalls nur gestreift worden, so daß eine vergleichende Betrachtung wohl wünschenswert erscheint.

Der Bau der Infloreszenzen, die stets in den Achseln von Blättern stehen, ist nur äußerlich ein bei einzelnen Arten sehr verschiedener, er läßt sich bei sämtlichen Formen bei näherem Zusehen unschwer auf einen einheitlichen Typus zurückführen. Die Infloreszenz läßt sich ableiten von einem Dichasium, das durch Verzweigung aus den Vorblättern gebildet wird. Dadurch, daß die dem Hauptsproß abgekehrte und weiterhin überhaupt die nach außen gekehrte Seite die bevorzugte darstellt („Exotrophie“, vgl. V, 25), kommt eine Wickeltendenz zustande, die über alle möglichen Übergänge zwischen Dichasien und Wickeln vielfach zu reiner Wickelbildung führt, so bei Oxalis Ortgiesii, wo sich aus den Vorblättern der ersten Blüte nach der abaxialen Seite hin zwei reine Sympodien entwickeln, oder bei O. cernua, wo vier solcher Wickel entstehen (aus den beiden Vorblättern der zwei Blüten zweiten Grades), zwei kräftige nach der abaxialen,

zwei kürzere nach der adaxialen Seite hin. Auf diese Weise erhalten wir in allen Infloreszenzen eine Hauptsymmetrieebene, die durch die Hauptachse und das Tragblatt der Infloreszenz geht. Die habituellen Unterschiede der Infloreszenzen ergeben sich durch die verschiedene Blütenzahl, andererseits durch die verschiedene Länge der Infloreszenzäste, wodurch einerseits Scheindolden, andererseits gestreckte Sympodialachsen entstehen. Bei zahlreichen Arten, wie z. B. bei Oxalis acetosella, ist die Infloreszenz überhaupt nur einblütig. Ihr „Blütenstiel" zerfällt durch zwei kleine Vorblättchen in einen oberen Teil, den eigentlichen Blütenstiel, und einen unteren, den Infloreszenzstiel.

Im Blütenbau herrscht, wenn man von der Länge der Griffel und Staubblätter absieht, die größte Einförmigkeit. Wenn sich dazu noch Ähnlichkeit in den vegetativen Organen gesellt, ist es bei der ungeheuren Artenfülle verständlich, daß eine Menge schwer unterscheidbarer Arten resultieren, über die sich schon der alte Jacquin beklagte:

„Par cunctis facies, qualem decet esse sororum.
At nomen dare cuique suum, quod separet omnes.
Hoc opus, hic labor est."

Der Einförmigkeit in der Blütenorganisation entspricht auch die Einförmigkeit ihrer Entfaltungsbewegungen.

Als Hauptuntersuchungsobjekt diente eine sukkulente südamerikanische Art,

Oxalis carnosa.

Die Infloreszenzen — aus drei bis sieben ansehnlichen gelben Blüten gebildet — stehen in den Achseln der Laubblätter an dem niedrigen, von den vertrockneten Blattstielrudimenten bedeckten, holzigen Stämmchen horizontal bis schräg aufwärts gerichtet.

Der Kelch ist hier, im Gegensatz zu den meisten anderen Arten, nicht radiär, sondern dorsoventral ausgebildet (streng genommen sogar asymmetrisch) (vgl. V, 25), was dadurch zustande kommt, daß das adaxiale Kelchblatt alle anderen an Größe überragt, zwei weitere lateral stehende sehr klein ausgebildet und die beiden abaxialen etwa gleich groß sind.

Die sehr auffälligen Bewegungen der Blütenstiele verlaufen folgendermaßen: Nach der Blütezeit senkt sich der Stiel mittels eines basalen Gelenkes ungemein scharf nach abwärts. In dieser Lage verharrt er, bis die Frucht reift; dann richtet er sich an der Basis wieder auf, jedoch nicht so weit, daß dadurch der Stiel vertikale Stellung erhält. Dafür krümmt er sich an einer Stelle, die etwa an der Grenze des obersten und der unteren zwei Drittel liegt, scharf knieförmig auf, so daß die Frucht Vertikallage einnimmt. In dieser Stellung öffnen sich die Fächer loculicid und die Samen werden mittels der stark gespannten äußeren Schicht ihrer Schale — fälschlich auch als Arillus bezeichnet — ausgeschleudert. Darwin gibt auf p. 431 seiner

„Power of movements“ eine äußerst treffende Schilderung dieser Verhältnisse. Aus der Tatsache, daß er bei Horizontallage der Pflanzen keine Veränderung in der Stärke der Krümmung erhielt, schloß er, daß die Nutation eine Folge von Epinastie sei.

Auch ich bin durch eine Anzahl von Versuchen zu dem Ergebnis gelangt, daß Epinastie in dem Gelenk des Blütenstiels nach dem Abblühen sicher vorhanden ist. Denn:

1. An Infloreszenzen, die teils durch Überbiegen ihrer Stiele, teils durch Orientierung der ganzen Pflanze so befestigt waren, daß die abaxiale Seite nach oben gekehrt war, erfolgte die Krümmung regelmäßig nach oben. Um eine Erklärung dieses Verhaltens durch nachwirkenden Geotropismus auszuschalten, wurden

2. zwei Infloreszenzen, als ihre ersten Blüten abwelkten, im Dunkelraum auf den intermittierenden Klinostaten in der von Fitting (1905) angebenen Weise in Flankenstellung gebracht, d. h. also in eine Lage, in der die Krümmungsebene mit der Horizontalen zusammenfiel. Die Auslösung der halben Umdrehung erfolgte alle 15 Minuten. Die genannten Infloreszenzen waren 48 Stunden vorher, noch im Konnex mit der Pflanze, um 180° übergebogen worden, so daß sich ein eventuell nachwirkender, d. h. vor der Ausschaltung perzipierter positiver Geotropismus in einer Krümmung nach der abaxialen Seite hätte äußern müssen. Durch negativ geotropisches Verhalten während der Blütezeit in der inversen Lage war allerdings schon eine Krümmung von ca. 60° zu Beginn des Versuches vorhanden. Auf dem Klinostaten wurde sie aber fortgesetzt, und zwar bei den beiden Infloreszenzen um weitere 45 bzw. 75°.

Dadurch ist mit Sicherheit nachgewiesen, daß Epinastie vorliegt. Bei den bisherigen Versuchen war aber nur von unbefruchteten Blüten die Rede, bei denen die Krümmung nämlich ebenfalls in sehr vollkommener Weise erfolgt. Auch Darwin muß mit solchen Blüten experimentiert haben, wenn er sich auch darüber nicht äußert. Denn bei Verwendung befruchteter Blüten zeigt sich sehr bald, daß der Stiel, was Darwin völlig entgangen ist, auch positiv geotropisch reagieren kann. Dies beweisen folgende Experimente und Beobachtungen:

1. An Infloreszenzen, die wie in den ersten Versuchen übergebogen waren, die aber auch Fruchtansatz zeigten, richteten sich die Blütenstiele postfloral vertikal nach abwärts. Dabei erfolgte die Krümmung nach der neuen Orientierung an einer ganz bestimmten Stelle. An der Basis der Blütenstiele liegt, ganz nahe über den Vorblättchen, eine vorgebildete Abbruchstelle, indem dort der Stiel ringsum eingekerbt ist und die sonst langgestreckten Zellelemente der Rinde durch isodiametrische unterbrochen sind. Es ist die Stelle, wo sich die Stiele unbefruchteter Blüten ablösen. Unmittelbar darüber liegt die die Krümmung ausführende Region. Daß die Krümmung eine geotropische und keine heliotropische ist, geht aus der stets vertikalen Lage dieser Stiele zur Genüge hervor.

2. Wurde nun ein schon normal gekrümmter Fruchtstiel durch Überbiegen der Infloreszenz so orientiert, daß seine Oberseite, also die konvexe Seite, nach unten gekehrt war, so trat an befruchteten und nur an solchen, zweierlei ein.

Die Krümmung des basalen Gelenkes wurde teilweise rückgängig gemacht (teilweise wegen des sehr geringen Wachstums), zugleich aber führte der Stiel selbst eine Krümmung nach abwärts aus.

Diese Krümmung des Stiels kommt an normalen Fruchtstielen, bei denen das basale Gelenk von Anfang an die ganze Bewegung ausführen kann, überhaupt nicht zur Ausbildung. Es entstand die Frage, ob der obere Stielteil sein Wachstum erst als Folge der Neuorientierung aufgenommen hat oder überhaupt noch Wachstum besitzt.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden an befruchteten Blütenstielen mittels Tuschemarkierung Messungen angestellt, von denen eine dem normalen Verhalten entsprechende herausgegriffen sei:

Beispiel: Blüte am 12. April in Anthese; 10. Mai Frucht gereift. Markierung 12. April vom Kelch bis zur Ablösungsstelle $7 \times 5{,}0$ mm.

	12. April	16. April	26. April	4. Mai	11. Mai	12. Mai
Apikales Stielende	5,0	5,5	5,75	5,75	7,0	8,0
Länge der markierten Zonen in mm	5,0	5,25	5,5	5,5	6,0	6,75
	5,0	5,0	5,25	5,25	5,25	5,25
	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	6,0	7,0	7,0	7,0	7,0
Abbruchstelle	0,5	1,5	2,25	2,25	2,25	2,25

Es sind also auch normal im Stiele postfloral zwei Wachstumszonen vorhanden, eine kurze gelenkartige an der Basis, zu beiden Seiten der Ablösungsstelle und eine größere im ganzen oberen Teil des Fruchtstiels. Der mittlere Teil führt kein Wachstum mehr aus und in den beiden Wachstumszonen nimmt das Wachstum nach dem oberen und unteren Stielende hin an Intensität zu. Sie heben sich auch postfloral durch ihre blasse Färbung von dem Mittelteil ab. Nach dem Abblühen wachsen die beiden Zonen noch etwa 2 Wochen, besonders energisch die basale, was die äußerst kräftige Krümmung erklärlich macht. Im folgenden ist das Wachstum bis zur Reifezeit, die etwa nach weiteren 2 Wochen erfolgt, überhaupt sistiert. Dann setzt es neuerdings ein, diesmal aber umgekehrt, sehr schwach an der Basis (in dem angeführten Beispiel mit der groben Markierung nicht nachweisbar, in anderen Fällen schwach), kräftig aber im oberen Teil, wiederum an Intensität gegen die Spitze zunehmend. Daraus erklärt sich die nur mangelhafte Aufrichtung im Gelenk, die energische

Vertikalstellung im oberen Teil. Für die im Versuch aufgetretene Krümmung hat der Stiel also auch normal die Fähigkeit, nur tritt sie wegen der starken Gelenknutation nicht in die Erscheinung. In dem geschilderten Versuch hatte das schon gekrümmte Gelenk nicht mehr die Möglichkeit, die vollständige Neuorientierung allein durchzuführen. Daher trat die Stielkrümmung auf. Dasselbe war zu erwarten, wenn die Gelenkkrümmung von vorneherein verhindert wurde. Tatsächlich trat bei diesem Eingriff (durch Eingipsen der Gelenke zur Blütezeit), der bei den später (Anhang) zu schildernden Verhinderungsversuchen an Dutzenden von Blütenstielen vorgenommen wurde, die Krümmung des Stieles auf. Daß sie nicht so kräftig war wie die Gelenkkrümmung, ergibt sich aus dem geringen Wachstum dieser Region in der postfloralen Periode (V, 26). Die Krümmung war natürlich hier nach der abwärts gekehrten abaxialen Seite gerichtet. Man könnte für diese letzte Stielkrümmung (aber nur diese), die beim Eingipsen der Gelenke auftrat, auch der Ansicht sein, daß sie auf Epinastie beruht, indem das bevorzugte Wachstum der adaxialen Gelenkseite bei der künstlichen Verhinderung in der oberen Wachstumszone zur Auswirkung komme. Daß dies nicht zutrifft, wurde dadurch widerlegt, daß Fruchtstiele, die die Krümmung im Gelenke schon ausgeführt hatten, in denen also die Epinastie schon zur Auswirkung gekommen war, soweit durch Überbiegen des Infloreszenzstiels aufgerichtet wurden, daß sie Horizontallage hatten. Auch bei ihnen erfolgte noch eine sehr deutliche — also sicher positiv geotropische — Krümmung, wenn jüngere Fruchtstiele beobachtet wurden. Daß die älteren nicht mehr reagierten, ist bei dem Mangel jeden Wachstums selbstverständlich.

3. Durch diese Versuche wurde auch Klarheit verschafft über eine Beobachtung, die mir vorher unerklärt geblieben war. An der ersten Blüte der Infloreszenz ist nämlich häufig, wenn auch nicht regelmäßig, zu sehen, daß die Krümmung besonders kräftig ist und den Stiel über die Vertikallage hinaus schräg einwärts gegen den Stamm führt. In diesen Fällen zeigt nun der Stiel in seinem oberen Teil eine schwache Gegenkrümmung, die die Frucht wieder vertikal stellt (V, 24). Diese Krümmung des Stieles ist uns jetzt ohne weiteres verständlich. Wenn die Überkrümmung nur an der ersten Blüte der Infloreszenz auftritt, so dürfte dies darin seinen Grund haben, daß hier die Epinastie eine kräftigere ist wie an den folgenden Blüten, wie ja auch die Dorsoventralität nur bei der ersten Blüte (ihrer Lage in der Infloreszenz nach) eine vollkommene ist (V, 25). Und daß die Epinastie als Ursache für die Überkrümmung zu gelten hat, geht schon daraus hervor, daß die Erscheinung auch bei unbefruchteten Blüten auftritt, die ja nur Epinastie besitzen, hier aber natürlich ohne die Rückbiegung des Stieles.

Die Wiederaufrichtung des Fruchtstiels erfolgt in der schon eingangs erwähnten Weise teils durch Streckung des Gelenkes, teils durch Vertikal-

stellung der oberen Wachstumsregion des Stieles. Das Wachstum ist dabei so energisch, daß eine scharfe knieförmige Biegung entsteht. Für das basale Gelenk gibt Darwin an, daß die Aufrichtung in jeder Lage, im Licht wie im Dunkeln, stattfinde und schließt daher auf Hyponastie. Ich habe auch gelegentlich widersprechende Ergebnisse erhalten, die auf negativ geotropisches Verhalten im Gelenk deuten, wobei dann das mangelhafte Wachstum an der Unvollständigkeit der Aufrichtung schuld wäre. Genauer habe ich die Frage nicht verfolgt. Dagegen läßt sich für die Aufrichtung des Stieles sehr leicht negativer Geotropismus als Ursache nachweisen, wie auch schon Darwin angibt. Dieser Teil des Stieles stellt sich konstant, auch im Dunkeln, vertikal.

Da der Blütenstiel zur Zeit der Anthese, wie nachgewiesen wurde neben positivem Heliotropismus auch sehr ausgeprägten negativen Geotropismus besitzt, findet also eine zweimalige Umstimmung statt, die mit dem Wechsel der einzelnen Entwicklungsphasen der Blüte koincidiert.

Zur besseren Veranschaulichung der Vorgänge bei der Reife vergleiche man nachstehende Wachstumstabelle mit Fig. 33 auf Taf. VI!

Fruchtstiel 25. April noch völlig nutierend. 26. April Beginn der Aufrichtung. 27. April Aufrichtung vollendet; Öffnung der Kapsel.

	25. April	26. April	27. April	28. April
Oberes Stielende	5,0	5,5	7,5	8,25
Länge der markierten Zonen	5,0	5,5	7,0	7,0
	5,0	5,5	6,0	6,0
	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	5,0	5,0	5,0
Basis	5,0	5,25	5,5	5,5

Das Wachstum des Stieles ist also auch noch nach der Ausschleuderung der Samen nicht ganz erloschen, sondern dauert im oberen Teil noch fort. Es ist dies auch von Wichtigkeit für die Auffassung der Kapseldehiszenz. Diese erfolgt nämlich nicht durch Austrocknung, sondern durch Wachstum, was sich eben auch in dem langanhaltenden Wachstum des Stieles kundtut (vgl. darüber p. 370).

Aus Vergleich des Fruchtstieles vom 26. April und 27. April ergibt sich sehr deutlich das geotropische Verhalten, aber auch die große Energie, mit der Lagenänderungen ausgeglichen werden können.

Sonstige Oxalis-Arten vom Carnosa-Typus.

Ein Oxalis carnosa entsprechendes Verhalten, d. h. Nutation nach der Blütezeit, Wiederaufrichtung bei der Fruchtreife, ist in der Gattung Oxalis ungemein verbreitet. Beispielsweise gehören hierher Oxalis valdiviensis, deren Bewegungen von H. Schulz als geotropische befunden wurden, O. catharinensis, articulata, floribunda, violacea. Hansgirg führt unter seinem Oxalistypus 32 Arten auf, die jedoch teilweise sich anders verhalten (O. stricta und corniculata s. unten!). Daß ihre Nutation nicht eine Folge der Befruchtung ist, wie es Hildebrand annimmt (1884, p. 129), wissen wir schon von O. carnosa. Auch bei den eben genannten Arten erfolgt eine postflorale Krümmung an unbefruchteten Blüten, in den meisten Fällen jedoch nur schwach infolge baldigen Abwelkens. Bei O. catharinensis dagegen, die im Gewächshaus Parthenokarpie zeigte, erfolgte nicht nur die Nutation, sondern nach einiger Zeit auch die Wiederaufrichtung der Blütenstiele. Außer auf Grund der Analogie mit Oxalis cornosa ist es auch durch die Unregelmäßigkeit dieser Bewegungen als äußerst wahrscheinlich zu betrachten, daß es sich nur um Äußerungen der Epinastie bzw. Hyponastie handelt, die je nach Wachstumsintensität verschieden stark zur Auswirkung kommt.

Oxalis acetosella.

Im Spätfrühling des Jahres 1921 wurde ich auf sehr charakteristische Bewegungen aufmerksam; die die Blütenstiele von Oxalis acetosella in der Postfloration ausführen. Da ich in unserer deutschen Literatur, auch der Hildebrandschen Monographie (1884) darüber keine Angaben finden konnte, glaubte ich sie zuerst beschreiben zu müssen; später fand ich zwei ganz kurze Notizen, bei Vaucher (1841) und Darwin (1881, p. 190). Beide Angaben sind so flüchtig und ungenau, daß eine kurze Beschreibung notwendig erscheint. Die Blüten, oder besser gesagt, einblütigen Infloreszenzen stehen an dem niederliegenden, meist von Laub bedeckten Sproß in den Achseln von Laubblättern. Zwei kleine Vorblättchen etwa in der Mitte des Stieles markieren die Verzweigungsstelle der mehrblütigen Infloreszenzen anderer Arten.

Postfloral biegt sich der zur Blütezeit völlig aufgerichtete Stiel wie bei allen Arten auch hier nach der abaxialen Seite, senkrecht zur Mediane der beiden Vorblätter. Diese Krümmung, die nur mehr in ihrem vollendeten Stadium, und wegen der vorgeschrittenen Zeit nicht mehr in ihrem Zustandekommen untersucht werden konnte, erfolgt an drei Stellen: Einmal an dem Nodium der beiden Vorblättchen, analog der an dem basalen Stielgelenk der mehrblütigen Infloreszenzen; sie ist die stärkste des ganzen Stiels und bringt den oberen Teil etwa in horizontale Lage. Manchmal fand ich sie deutlich in zwei knieförmige Krümmungen aufgelöst (VII, 42a). Außerdem liegen zwei Krümmungen im Blütenstiel selbst. Diese drei charakteristischen Krümmungen, die die junge Frucht meist über die Vertikale hinaus schräg nach innen

biegen, konnte ich an Hunderten von Fruchtstielen, die ich an den verschiedensten Stellen des Flachlandes und des Gebirges beobachtete, immer wieder feststellen. Über das Zustandekommen derselben werden erst Untersuchungen in der nächsten Vegetationsperiode Klarheit verschaffen können. Wichtig ist nur, darauf hinzuweisen, daß auch hier die beiden Wachstumszonen wie bei O. carnosa vorhanden sind. Die basale scheint schwächer wie dort zu wachsen, so daß die Stielkrümmung einspringen muß.

Die geschilderte Lage wird erst bei der Fruchtreife verändert. Dann richtet sich der Stiel auf, wobei sich die unterste Krümmungszone aber verschieden verhalten kann. Entweder wird sie überhaupt nicht ausgeglichen oder aber nur teilweise. In jedem Fall richtet sich der obere Teil des Fruchtstieles von einer Stelle an, die etwas über seiner Mitte gelegen ist und mit der mittleren Krümmung zusammenfällt, scharf knieförmig auf und nimmt vertikale Lage ein (VII, 42 c). Daß die Aufrichtung negativ geotropisch ist, wurde durch Orientierungsversuche im Licht wie im Dunkelraum ermittelt.

Es wurde auch hier die Wachstumsverteilung bei der Aufrichtung festgestellt. Sie entspricht derjenigen von O. carnosa, d. h. es sind zwei Zonen vorhanden, eine kräftig wachsende im oberen Teil, eine schwächer wachsende, sehr kurze an der Basis, d. h. am Nodium der Vorblättchen (X, 77).

Da sich bei O. acetosella die Wachstumszonen bei der Fruchtreife nicht nur durch ihre blasse Färbung, sondern auch eine beträchtliche Verdickung auszeichnen, ist es leicht, sich über das Wachstum auch ohne Messung zu orientieren. Vielfach hat die Wachstumszone zu beiden Seiten der Vorblätter eine größere Ausdehnung wobei die Aufrichtung an dieser Stelle dann auch eine vollkommene ist. Auf diese Weise bekommen wir am Stiel der reifen Frucht vier Zonen, zwei unverdickte, nicht mehr wachsende, und zwei verdickte (VII, 42 c). Die beiden Wachstumszonen haben dann ausgesprochen negativ geotropisches Verhalten. Selten beobachtete ich, daß der ganze Stiel bis hinauf zur Kapsel (mit Ausnahme des alleruntersten Teiles) das Wachstum wieder aufnimmt und sich verdickt. Da das letztere Verhalten an zwei sonnigen, also anormalen Standorten, dort aber durchgehends an allen Früchten beobachtet wurde, scheint es mit äußeren Einflüssen direkt zusammenzuhängen.

Was die Verdickung anlangt, die etwas näher anatomisch verfolgt wurde, so beträgt sie etwa die Hälfte des ursprünglichen Radius. Es handelt sich dabei um Zellvergrößerung in Rinde und Mark. Da die Vergrößerung der Zellen bei diesem Vorgang ebenfalls etwa die Hälfte ihrer ursprünglichen Größe beträgt, dürfte es sich überhaupt nur um diese und nicht um Zellvermehrung handeln. Auch konnte ich an Querschnitten durch den verdickten und unverdickten Teil eines Stieles keine merkliche Differenz in der Zellenzahl konstatieren. Die Epidermiszellen werden durch die Vergrößerung des Stielumfanges tangential bedeutend gestreckt und nicht vermehrt.

Bei der Aufrichtung der Fruchtstiele wurde bei etwa der Hälfte der zeichnerisch verfolgten Exemplare die Beobachtung gemacht, daß der Blütenstiel, während er sich im basalen Teil seiner oberen Wachstumszone schon aufzurichten begann, unmittelbar unter der Kapsel sich noch weiter nach abwärts krümmte, um sich allerdings sehr bald darauf endgültig aufzurichten. Es scheint mir dies anzudeuten, daß der negative Geotropismus von der Basis seinen Ausgang nimmt und höher steigt, während der oberste Teil noch von positivem Geotropismus beherrscht wird. Es wäre dies eine Andeutung von dem Verhalten zahlreicher Knospen- und weniger Fruchtstiele, allerdings durch die veränderten Wachstumsverhältnisse verwischt.

Kleistogame Blüten.

Das bisher geschilderte Verhalten gilt nur für die im zeitigen Frühjahr auftretenden chasmogamen Blüten. Nun entwickelt Oxalis acetosella aber vom Mai bis in den Herbst hinein zahlreiche echt kleistogame Blüten, die seit Michalets Entdeckung 1860 des öfteren beschrieben wurden. Goebel (1904) hat nachgewiesen, daß überall, wo kleistogame Blüten auftreten, dieselben Hemmungsbildungen darstellen. Es ist also von Interesse, wie sich diese Blüten hinsichtlich ihrer Entfaltungsbewegungen im Vergleich zu den chasmogamen verhalten. Die chasmogamen Blüten sind schon im Knospenstadium nach der adaxialen Seite hin nach abwärts gekrümmt und richten sich bis zur Blütezeit auf (s. unten!) Von den kleistogamen sagt schon ihr Entdecker Michalet: „A pédoncules très courts et toujours courbés en crochet.“ Sie sind nämlich als Knospen ebenfalls eingekrümmt, die Krümmung bleibt aber bei ihnen nicht nur bis zur Blütezeit, die ja äußerlich gar nicht hervortritt, sondern auch während der Fruchtreife erhalten. Sie richtet sich ebenfalls nach der abaxialen Seite, dagegen sind in Stärke und Art der Krümmung Unterschiede vorhanden. Bei den Knospen der chasmogamen Blüten ist der basale ungekrümmte Teil negativ geotropisch aufgerichtet, die Knospen selbst nach abwärts gekehrt unter Höhersteigen des Scheitels. Bei den kleistogamen Früchten dagegen ist der untere Teil unregelmäßig niedergebogen, die Krümmung im oberen Teil ist ganz verschieden stark, meist sehr kräftig. Eine einheitliche Orientierung im Raum besitzen die Stiele nicht, bald sind sie horizontal, bald etwas aufgerichtet, manchmal auch abwärts gebogen (VIII, 57). Fast immer ist die Symmetrieebene sehr deutlich gewahrt. Wenn sie horizontal liegt, läßt sich manchmal im oberen Teil eine Torsion nach abwärts beobachten. Im allgemeinen fehlt aber der Geotropismus und nur die Epinastie kommt in verschiedener Weise und in verschiedenem Grade zur Auswirkung. Insofern handelt es sich zweifellos gegenüber den Stielen der chasmogamen Blüten wie morphologisch auch physiologisch

um Hemmungen. Der Geotropismus tritt bei ihnen erst bei der Fruchtreife auf. Die Kapseln sind von denen der chasmogamen Blüten nur wenig, die Samen überhaupt nicht verschieden. Sie reifen dicht über dem Boden heran, nur selten „sous la mousse ou sous les détritus végétaux", wie sich Michalet ausdrückt. Vollständig irrig ist dagegen seine Annahme, daß sie infolgedessen „ne peuvent se projeter autour de la plante-mère et restent en place." Auch die Stiele der kleistogam erzeugten Früchte richten sich nämlich zur Reifezeit unter ganz energischem Wachstum negativ geotropisch auf, um ihre Samen wie gewöhnlich auszuschleudern. Sie kommen dadurch, daß der Stiel in seiner ganzen Ausdehnung kräftig wächst, wenn auch nicht so hoch wie die der chasmogam erzeugten Früchte, immerhin noch deutlich über das Blattwerk zu stehen. Ich achtete während des ganzen Sommers, wo ich Oxalispflanzen antraf, auf diese Frage und konnte nie reife Früchte mit gekrümmten Stielen, dagegen regelmäßig bis in den Oktober hinein aufgerichtete reife Fruchtstiele, die nur von kleistogamen Blüten stammen konnten, antreffen. Auch an den kultivierten Pflanzen richteten sich alle kleistogamen Früchte bis zur letzten Frucht auf.

Wie sich die Hemmung morphologisch nur auf die Ausbildung der Blüte, nicht aber der Frucht erstreckt, so weisen auch die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele nur in der ersten Zeit, nicht bei der Fruchtreife Hemmungen auf.

Oxalis stricta.

Von dem normalen Verhalten in der Gattung Oxalis — positiver Geotropismus nach der Blütezeit, negativer bei der Reife — gibt es Ausnahmen. Zwei Fälle wurden an lebendem Material untersucht, die beiden aus Nordamerika stammenden, bei uns eingebürgerten Unkräuter Oxalis stricta und corniculata.

Bei Oxalis stricta stehen die 3—5 blütigen Infloreszenzen an langen, dünnen, schräg aufgerichteten oder auch horizontalen Stielen an dem orthotropen Sproß. Die ziemlich kurzen Blütenstiele haben ein basales und ein apikales Gelenk, indem die apikale Wachstumszone von Oxalis carnosa stark verkürzt ist. Nach der Blütezeit krümmt sich aber der Stiel nicht nach abwärts, er bleibt in der Verlängerung des Infloreszenzstieles, d. h. wenn dieser horizontale Richtung hat, ebenfalls horizontal, wenn er aufgerichtet ist ebenfalls in seiner Fortsetzung. Er verhält sich also physiologisch wie der in seiner Lage durch Epinastie und Geotropismus bestimmte Infloreszenzstiel. Die Frucht selbst dagegen stellt sich vertikal aufwärts, wie auch ihr Stiel stehen mag (VI,

35). Diese Lage erreicht sie durch eine Krümmung des dicht unter dem Kelch befindlichen Gelenkes oder, wenn dies nicht ausreicht, auch teilweise durch die Basis der Kapsel selbst.

Daß die Aufrichtung der Frucht negativ geotropisch ist, wurde bewiesen durch Überbiegen von Infloreszenzen um 180°, wobei die Aufrichtung der Kapseln nach der dadurch nach oben gekehrten abaxialen Seite der Infloreszenz erfolgte. Im Dunkelraum vollzog sich diese Reaktion noch energischer als am Licht infolge des etiolierten Wachstums. Bei der Fruchtreife bleibt der negative Geotropismus erhalten. War der Stiel schon aufgerichtet, so bleibt er dabei unverändert in seiner Lage. Im anderen Falle trat teilweise eine Aufrichtung auch des Stieles ein, teilweise blieb er plagiotrop. Bringt man schon aufgerichtete Früchte vor der Reife in neue Orientierung, so vermögen sie zur Reifezeit infolge des sehr regen Wachstums noch erhebliche Lagenveränderungen auszuführen; vielfach erstreckte sich das Wachstum dabei auch auf den mittleren, zwischen den Gelenken gelegenen Teil, somit auf den ganzen Stiel.

Oxalis corniculata.

Wiederum anders verhält sich Oxalis corniculata, die im Gegensatz zu Oxalis stricta nur zierliche, dem Boden angeschmiegte Pflänzchen bildet. Die Blütenstiele senken sich hier in der sonst recht ähnlichen Infloreszenz postfloral scharf nach abwärts mittels ihres basalen Gelenkes, während das apikale Gelenk durch eine noch schärfere Krümmung nach der entgegengesetzten Seite die Frucht trotzdem in aufrechte Vertikallage bringt (VI, 36). Nicht nur die Aufrichtung der Kapsel, sondern auch die Senkung des Stieles beruht auf Geotropismus, bei Umkehrung der Infloreszenz erfolgen beide Krümmungen nach der morphologisch entgegengesetzten Seite, so daß der Fruchtstand dann dasselbe Aussehen erhält. Hier haben wir also die merkwürdige Erscheinung, daß der Fruchtstiel in seinem unteren Teil positiv, in seinem oberen negativ geotropisch reagiert. Und zwar beruht der Unterschied nicht auf einer Umstimmung, denn während der Stiel sich noch abwärts biegt, erfolgt in seinem oberen Gelenk schon die Aufrichtung. Vaucher ist sich anscheinend über den Vorgang nicht klar gewesen. Er meint, daß die Blütenstiele von Oxalis stricta „s'étalent plus ou moins pendant la maturation“, während die von O. corniculata „se contractent assez fortement“ (1841).

Bei der Fruchtreife erfolgt in dem bis dahin positiv geotropischen Stiel eine Umstimmung und er richtet sich mit seinem basalen Gelenke auf. Zu gleicher Zeit wird die Biegung des oberen Gelenkes soweit rückgängig gemacht, daß die Kapsel dabei nie aus ihrer Vertikallage gebracht wird. Das Wachstum ist zu dieser Zeit in beiden

Gelenken ungemein rege, sie nehmen unter bedeutender Verdickung blasse Färbung an, wie auch die Wachstumszonen von Oxalis acetosella.

Ganz ebenso wie Oxalis corniculata verhalten sich übrigens eine ganze Reihe von Arten, z. B. O. albicans, amara, parvifolia, dumentorum.

Ein gemeinsames Merkmal sämtlicher Oxalis-Arten ist es, daß die reife Kapsel aufrecht steht und in dieser Lage ihre Samen entleert, ein Verhalten, das sie mit den in vielen Stücken ungemein ähnlichen Gattungen Geranium und Erodium teilt. Bei einer Anzahl von Arten, den beiden letzten Gruppen, ist diese Vertikalstellung der Frucht von Anfang an vorhanden und wird auch bei den Bewegungen des Stieles geradezu hartnäckig festgehalten. Der Vergleich mit Blitzableitern drängt sich uns bei ihnen ebenso auf, wie bei den Früchten von Erodium cicutarium oder gruinum, auf welche ihn Goebel (1920, p. 138) angewandt hat. Vielleicht ist es kein Zufall, daß es auch bei Oxalis-Arten solche mit sehr langgestreckten Kapseln sind, während alle anderen mir zu Gesicht gekommenen Arten zum mindestens kürzere, vielfach sogar rundliche Kapseln aufzuweisen haben. Ob es auch unter den langgestreckten Kapseln solche gibt, die zunächst positiv geotrophisch sind, vermag ich nicht endgültig für alle Arten zu entscheiden, möchte es aber für unwahrscheinlich halten. Ebenso das Gegenteil, d. h. ständig aufrechte Lage für kurze Kapseln.

Präflorale Bewegungserscheinungen in der Gattung Oxalis.

Noch weit einheitlicher als die postfloralen Bewegungen verlaufen die präfloralen. Bei sämtlichen Arten, die sie überhaupt aufweisen, biegt sich die Knospe sehr frühzeitig nach abwärts, und zwar nach der der Abstammungsachse abgekehrten Seite, bei der Streckung des Stieles wird die Krümmung durch Höhersteigen des Krümmungsscheitels ausgeglichen. Dieser wandert dabei aus dem Infloreszenzstiel in die Infloreszenzäste und schließlich in die Knospenstiele in der bei derartigen Bewegungen charakteristischen Weise. An der Grenze gegen den gestreckten Teil stehen die geöffneten Blüten (X, 82). Die positiv geotropische Natur dieser Nutation, schon durch den Verlauf als solche zu erkennen, wurde überdies durch Orientierungsversuche, auch im Dunkeln, sichergestellt (an Oxalis articulata). Diese Nutation findet sich fast in der gesamten Gattung, und zwar, wie auch die Nutation der Fruchtstiele, bei Pflanzen der verschiedensten Standorte und Klimazonen. Sie fehlt nach Hildebrand dagegen bei einigen systematischen Gruppen, den Verwandten von Oxalis rubella und Coppoleri, ferner bei

O. carnosa. Was die letztere betrifft, so findet sich jedoch nach meinen Beobachtungen auch bei ihr, wenn auch nicht immer, so doch sehr häufig eine ± deutliche Abwärtsbiegung der Knospenstiele (VIII, 28). Besondere Erwähnung verdient noch Oxalis articulata, deren Inflore-szenzstiele im ganz jugendlichen Zustand durch Fortführung dieser Bewegung deutlich eingerollt sind, gewöhnlich mit einer Umdrehung, aber gelegentlich auch darüber (VI, 34). Daß Epinastie die Ursache ist, ist anzunehmen. Solche Überbiegungen kommen unter sonst einfachen geotropischen Nutationen da und dort vereinzelt vor, sei es innerhalb einer Gattung bei bestimmten Arten (Oxalis articulata, Allium neapolitanum) oder gelegentlich bei ein und derselben Art, wie bei den Fruchtstielen von Tropaeolum. Sie leiten über zunächst zu den ausgesprochenen in einer Ebene erfolgenden Einrollungen, weiterhin dann zu den asymmetrisch verlaufenden Spiralrollungen von Knospen- und Fruchtstielen. Diese Feststellung ist von Wichtigkeit, weil wir solche ausgesprochene Rollungserscheinungen, sofern ein Nutzen für dieselben überhaupt erwiesen und nicht nur erdacht ist, erst dann als allmähliche Anpassungen überhaupt betrachten könnten, wenn ein solcher Nutzen auch schon bei diesen Übergängen vorhanden wäre. Für die bis jetzt vorliegenden Deutungen wenigstens ist das aber nicht der Fall. Soweit dieselben wirklich zutreffen, handelt es sich um Ausnützung von Erscheinungen, deren Entwicklung durch die Dorsoventralität der betreffenden Organe bedingt und, nur quantitativ verschieden, in einer Richtung fortgebildet wurde, nicht aber um die einzig nützlichen, daher übrig gebliebenen Reste richtungslos gestreuter Variationen.

Geraniaceen.

Von dieser Familie sind die wesentlichen Typen in Goebels „Entfaltungsbewegungen“ (1920, p. 132 ff.) an Beispielen vorgeführt, so daß sich eine weitere Schilderung erübrigt und dorthin verwiesen werden kann. Hier sei sie nur angeführt, um die große Übereinstimmung ihrer Entfaltungsbewegungen mit denen der Oxalideen hervorzuheben. Die Vertreter dieser über die gemäßigten und warmen Zonen der Alten und Neuen Welt verbreiteten Familie zeigen allerdings hinsichtlich ihrer Lebensweise große Ähnlichkeit mit den Oxalideen, eine mindestens ebensogroße Ähnlichkeit erstreckt sich aber auch auf die morphologischen Verhältnisse, besonders den Bau der Infloreszenzen und Blüten, so daß sogar schon der Versuch gemacht wurde beide Familien in eine zusammenzulegen. Auch die Wachstumsverteilung im Blütenstiel ist dieselbe.

Die Nutation der Infloreszenzen und Blütenstiele im präfloralen Stadium entspricht derjenigen von Oxalis. In der Postfloration treten ein basales und vielfach auch ein apikales Gelenk stark hervor. Dem einfachen Verhalten, positiver Geotropismus nach der Blütezeit, Wiederaufrichtung bei der Reife, entsprechen z. B. Pelargonium echinatum, Geranium anemonaefolium u. a. Anders bei Geranium

Robertianum. Hier fehlt von der Blütezeit an jede Bewegung der Stiele und Früchte, wie bei aufrechten Infloreszenzen von Oxalis stricta. Daß die Frucht ausgesprochen negativ geotropisch reagiert, während der Stiel horizontal niedergebogen ist, sehen wir einerseits bei Pelargonium odoratissimum und, bis in den Fruchtstiel fortgesetzt, bei niedergebogenen Infloreszenzen von Oxalis stricta. Das dritte Verhalten vollends, das von Oxalis corniculata, findet sich an Erodium cicutarium so bis in alle Einzelheiten getreu wiedergegeben, daß die Schilderung für die eine unmittelbar auf die andere Planze übertragbar ist. Man vgl. Fig. VI, 36 mit Fig. 78 in Goebels Entfaltungsbewegungen! Dieses Verhalten aber deshalb, weil die Lebensverhältnisse der beiden Pflanzen sehr ähnlich sind, als durch die Standortsbedingungen verursachte Anpassung erklären zu wollen, wird schon deshalb nicht angängig sein, weil Erodium sein Verhalten mit zahlreichen anderen Erodium-Arten, auch mit der Mehrzahl der bei uns einheimischen Geranium-Arten teilt, die unter anderen Bedingungen gedeihen. Andererseits ist aber die morphologische Übereinstimmung der beiden Arten eine sehr große.

Daß die Bewegungen der Geraniaceenblütenstiele gleich denen der Oxalideen in der Hauptsache geotropische sind, dürfte nach den Versuchen von Vöchting (1882, p. 161 ff.), Möbius (1918, p. 402), Goebel (1920, p. 137) und Bannert (1920, p. 32 ff.) wohl allgemeine Gültigkeit haben. Das Endergebnis ist in beiden Familien überall eine Vertikalstellung der Frucht zur Reifezeit.

Außer den Geraniaceen seien im Anschluß an die Oxalideen noch eine Reihe von Familien behandelt, die mit ihnen den sympodial-wickeligen Aufbau der Infloreszenz teilen und ein ähnliches, wenn auch nicht in allen Stücken gleiches Verhalten zeigen. Vor allem handelt es sich bei ihnen um einfache Wickel, etwa wie bei Commelina.

Unter den

Linaceen

sind mir nur von wenigen Arten der Gattung Linum Nutationen bekannt. Die meisten, so Linum flavum oder L. usitatissimum entfalten sich aufrecht. Häufig ist eine Nutation der jungen Infloreszenz, wobei die schlanken, zarten Zweige in der Ebene des Wickels nach abwärts gekehrt sind und unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels von unten her gerade gestreckt werden — eine bei allen überhaupt eingekrümmten Wickeln immer wiederkehrende Erscheinung; beispielsweise zeigen dies L. catharticum und austriacum. Bei ihnen können nach der Aufrichtung des zur Blüte gekommenen Teiles auch die Fruchtstiele aufrecht bleiben, so bei L. catharticum. Bei anderen dagegen krümmen sie sich postfloral wieder scharf nach abwärts, aus der stets streng vertikalen Lage zu schließen, positiv geotropisch, z. B. bei L. austriacum (VI, 37), nach Hausgirg auch bei L. alpinum und candidissimum. Für Linum austriacum ist dieses Merkmal gegenüber dem äußerst ähnlichen L. perenne mit seinen aufrechten Fruchtstielen so charakteristisch, daß man die beiden Arten nur daran deutlich unterscheiden kann. Es ist daher begreiflich, daß man die Nutation in allen Bestimmungsschlüsseln angeführt findet. Ein Gelenk ist nicht ausgebildet, auch fehlt die Wiederaufrichtung zur Zeit der Fruchtreife, wie es bei den beiden vorangehenden Familien die Regel war. Es ist diese auch gar nicht möglich, da ein Wachstum, wie die Messung zeigte, fehlt. Ich möchte daher in diesem Mangel kein prinzipiell verschiedenes Verhalten erblicken.

Auch bei den Geraniaceen handelt es sich ja bei der Wiederaufrichtung nur um die Aufhebung eines Hemmungszustandes, die man künstlich durch Exstirpation der Samen beschleunigen kann (Goebel 1920, p. 134). Bei Linum beginnen die Fruchtstiele schon vor der Öffnung der Kapseln zu vertrocknen und strecken dabei den abwärts gebogenen Stiel durch bloße Schrumpfung etwas gerade.

Wenn man die genannten Linum-Arten mit Oxalisinfloreszenzen von ähnlichem Bau, etwa einem Wickel von O. valdiviensis vergleicht, wird die prinzipielle Übereinstimmung sowohl im präfloralen als im postfloralen Verhalten besonders klar.

Cistaceen.

Von Linum austriacum kaum abweichend ist das Verhalten der ebenfalls rein sympodial-wickelig aufgebauten Infloreszenzen von Helianthemum und Fumana. Die Nutation des jungen Sympodiums ist hier wie in vielen Fällen zur Einrollung gesteigert (z. B. Commelinaceen, Borragineen). Die postflorale Nutation der Blütenstiele dürfte, wenn auch nach Wiesner negativer Heliotropismus vorhanden sein mag, doch in der Hauptsache von positivem Geotropismus bestimmt sein. Auch die Angaben von H. Schulz bezeugen dies (1921, p. 61). Wenn die Aufrichtung zur Reifezeit fehlt, so führe ich das ebenso wie bei Linum auf das Fehlen des Wachstums zurück, nicht auf eine Fortdauer des positiven Geotropismus. Daß dieser pos. Geotropismus nur solange vorhanden ist, als der Konnex mit dem Fruchtknoten besteht, ist für andere ähnliche Fälle nachgewiesen worden (Tussilago, Stellaria, Geranium anemonaefolium); bei diesen erfolgt aber die Aufrichtung bei der Reife von selbst. Für Helianthemum variabile hat H. Schulz (a. a. O.) gefunden, daß eine Dekapitation der schon nutierenden Fruchtstiele eine Wiederaufrichtung zur Folge hat. Der Versuch liefert eine Bestätigung der vorgetragenen Ansicht. Es handelt sich dabei allerdings um eine Bewegung, die im Gegensatz zu den vorher angeführten Fällen im normalen Verlauf der Entwicklung gar nicht auftritt, aber doch nicht um einen völlig neuen Reizzustand, sondern um die Aufhebung einer erst nach der Blütezeit aufgetretenen Hemmung[1]).

Portulacaceen.

Ganz besonders schön wird dieser für Wickelinfloreszenzen so bezeichnende Typus der Entfaltung bei einer Reihe von Portulacaceen ausgeführt. Im Gegensatz zu den bisher aufgeführten Familien mit fast durchwegs radiären Blüten wird bei den Vertretern dieser Familie die physiologische Symmetrieebene der Blüten (durch ihre Stellung in der Infloreszenz) durch den charakteristisch zweiblätterigen Kelch auch morphologisch dokumentiert, während die übrigen Blütenkreise, ähnlich wie bei Oxalis carnosa, aktinomorphe Ausbildung zeigen.

Als Beispiel diene die, nach ihrem Elaiosom zu schließen, myrmekochore[1]) Claytonia sibirica. Die jungen Infloreszenzen bzw. der noch nicht in Blüte getretene Teil derselben ist in der Ebene des Wickels nach unten kräftig eingerollt. Nach der Streckung des unter einer Blüte liegenden Sympodialinternodiums ist zunächst noch der Stiel der Blüte eingekrümmt; er streckt sich dann, wie eine Infloreszenz im Kleinen, von unten an unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels

1) Wenn bei Entfernen von Kelch oder Fruchtknoten allein die Aufrichtung ausbleibt, so kann ich darin noch keinen endgültigen Beweis für die Unrichtigkeit dieser Auffassung erblicken, wie H. Schulz es tut.

gerade und reagiert während dieser Zeit mit seinem apikalen Teil energisch positiv geotropisch. Nach dem Abblühen der zarten vergänglichen Blüten schließt sich der Kelch zusammen und der ganze Stiel krümmt sich mittels seines basalen Gelenkes scharf kniefömig abwärts (VI, 38). Das Verhalten bei der Fruchtreife ist kein einheitliches. In der Regel strecken sich die Fruchtstiele nur im basalen Gelenk gerade ohne an den niedergebogenen zarten Zweigen dadurch in aufrechte Lage zu kommen. Das vollkommene, aber nicht immer verwirklichte Verhalten ist jedoch dann gegeben, wenn außer der Streckung des Gelenkes auch der obere Teil des Stiels das Wachstum kräftig aufnimmt und sich, ähnlich wie bei Oxalis carnosa, vertikal aufrichtet (VI, 38). Der Unterschied hängt deutlich mit Verschiedenheiten der Wachstumsintensität zusammen.

Auch bei der kleinen Gattung Montia mit ebenfalls wickeliger Blütenanordnung werden diese Bewegungen sehr deutlich ausgeführt. Wie die Nutation der Knospenstiele erfolgt hier, wenn ich mich der vor längerer Zeit beobachteten Pflänzchen recht entsinne, auch die Nutation der Fruchtstiele mittels des ganzen Stiels, ein Gelenk kommt nicht zur Ausbildung. Die stets sehr energisch und vollkommen ausgeführte Wiederaufrichtung zur Zeit der Fruchtreife ist von Wichtigkeit für die Verbreitung der Samen, die hier nicht durch Ameisen, sondern durch eine sehr elegant funktionierende Schleudereinrichtung mit großem Erfolg betrieben wird (vgl. Urban 1886).

Zusammenhänge zwischen der Art der Entfaltungsbewegungen einerseits, der Samenausschleuderung bzw. Myrmekochorie andererseits, wie wir sie bei den Fruchtstielen der Violaceen und Primulaceen vorfinden werden, sind sehr wahrscheinlich auch bei den Portulacaceen anzutreffen. Sie werden sich jedoch erst dann überblicken lassen, wenn die Sernanderschen Untersuchungen auch auf die amerikanische Flora ausgedehnt werden.

Ganz das gleiche Verhalten wie bei Claytonia sibirica fand ich auch bei Cl. perfoliata und der stattlich blühenden Calandrinia grandiflora und bei Cal. nitida. Während aber, nach dem reichen Material des Münchener Staatsherbars zu schließen, bei Claytonia sowohl das geschilderte präflorale wie das postflorale Verhalten sehr weit, vielleicht allgemein verbreitet ist [sicher z. B. bei Claytonia caroliniaca, Chamissoni, dichotoma, diffusa, flagellaris, linearis, parviflora, exigua, virginica, volubilis[1])], fand ich es bei Calandrinia nur bei den beiden genannten Arten. Die übrigen zeigen keine Entfaltungsbewegungen, was vielleicht damit zusammenhängt, daß sie ganz kurze Blütenstiele besitzen, wie auch die ohne Krümmungen zur Entfaltung kommenden Blüten von Portulaca (z. B. P. oleracea und grandiflora).

So ist es auch zu verstehen, wenn in einer anderen Familie mit wickeligen Infloreszenzen, den

Droseraceen,

die Blütenstiele keine Nutationen ausführen. Die Blüten sitzen bei den hier in Rede stehenden Gattungen Drosera und Drosophyllum stets sehr kurz- oder ganz ungestielt an der Sympodialachse und bleiben

1) Ein Versuch Sernanders (1906, p. 127) an Cl. perfoliata auf Myrmekochorie verlief positiv.

2) Bei manchen ist statt eines basalen Gelenkes eine ausgedehnte Wachstumszone und damit eine mehr bogige Krümmung vorhanden.

auch zur Fruchtzeit aufrecht. Dagegen zeigen die jungen Infloreszenzen von Drosera eine sehr typische regelmäßig spiralige Einrollung, die unwillkürlich an Allium ophioscordon erinnert und, von Ausnahmen abgesehen, streng symmetrisch verläuft (VIII, 63). Den Zusammenhang mit den Symmatrieverhältnissen des Wickel hat schon 'Goebel (1920, p. 122ff.) dargestellt. Es ist die Wickelebene wiederum wie bisher zugleich die Krümmungsebene und die Einrollung unterscheidet sich nur darin von dem gewöhnlichen Verhalten, daß sie sich auch auf den langen Stiel der sehr verkürzten Infloreszenz erstreckt. Daß sie auf Epinastie beruht, kann wie dort nicht bezweifelt werden, wird auch von Schröder (1921) für Drosera capensis angegeben. Der Ausgleich erfolgt, wie gewöhnlich, durch Höhersteigen der maximalen Wachstumszone und der negativ geotropischen Region. Dabei läßt sich vor der Streckung der Infloreszenz noch sehr leicht nachweisen, daß der noch nicht aufgerichtete Teil positiven Geotropismus besitzt. Für Drosera rotundifolia zeigt es eine Umkehrung der betreffenden Region innerhalb kurzer Zeit, für Drosera capensis gibt es Schröder an. Die in den meisten Fällen sehr regelmäßig uhrfederförmige Einrollung ist auch hier wie bei Allium ophioscordon nur dadurch bedingt, daß die Differenz im Wachstum der beiden Stengelseiten nach oben hin allmählich größer, der Krümmungsradius in derselben Weise kleiner wird. Dasselbe ist aber auch bei den anderen Wickeleinrollungen der Fall, z. B. bei Claytonia, Helianthemum usw.

Der Vergleich zeigt jedenfalls, daß wir hinter der für teleologische Deutungen so verlockenden Einrollung nicht mehr zu vermuten brauchen, als hinter den weniger auffälligen Einrollungen anderer Wickelachsen. Sie sind alle durch die gleiche Organisation, die Dorsoventralität der Infloreszenz bedingt und fast allenthalben, wo wir auf Wickel stoßen, zu finden, allerdings in verschieden starker Weise. Anfänge zu dem Verhalten von Drosera haben wir beispielsweise bei Oxalis articulata kennen gelernt. Während aber dort die erste (epinastische) Periode, die der Einrollung, sehr vorübergehend war gegenüber der zweiten, der (positiv geotropischen) Nutationsperiode, ist es hier gerade umgekehrt, die zweite Periode ist von der ersten nahezu völlig verdrängt, aber immerhin noch nachweisbar, wie auch z. B. bei Claytonia. Zeitliche Verschiebungen in diesen beiden Perioden sind übrigens, wie schon Goebel bemerkt hat (1920, p. 122), auch zwischen den einzelnen Arten in der Gattung Drosera vorhanden. Der Unterschied zwischen Oxalis articulata und Drosera ist also lediglich ein quantitativer. Die bei O. articulata nur mehr (oder besser erst) angedeutete

Rollungsperiode ist schließlich bei anderen Wickeln überhaupt nicht mehr zu finden, beispielsweise bei den übrigen angeführten Oxalis-Arten, den Geraniaceen, Linum, die nur mehr einfache positiv geotropische Nutationen aufweisen. Anfänge zu der ausgesprochenen Einrollung lassen sich sicher noch da und dort auffinden.

Nach diesen Feststellungen ist es vielleicht auch eher begreiflich, wenn ich auch für diese einfach geotropischen Nutationen, die immer in einer ganz bestimmten Symmetrieebene verlaufen, nach der auf p. 305 dargelegten Auffassung diesen Zusammenhang mit der Symmetrieebene auf einen mitwirkenden epinastischen Faktor zurückführe, wie er bei allen Einrollungen in verstärkter Form offensichtlich zutage tritt.

Nebenbei bemerkt erstreckt sich übrigens die prinzipielle Ähnlichkeit zwischen der Entfaltung von Oxalis und Drosera auch auf die Blätter. Sie zeigen in beiden Gattungen bei der Entfaltung regelmäßig hyponastische Einkrümmung bzw. Einrollung.

Unter den Sympetalen seien von den Familien mit sympodialen Infloreszenzen nur zwei herausgehoben, die Boraginaceen und die Solanaceen.

Boraginaceen.

Bei den Boraginaceen sind die Wickel im Knospenstadium eingerollt. Nach der Blütezeit bleiben die Stiele jedoch bei der Mehrzahl der Arten aufrecht. Immerhin ist eine postflorale Nutation bei einer größeren Anzahl zu finden. Sie erfolgt auch hier zu beiden Seiten der Sympodialachse schräg nach auswärts, beispielsweise bei Nonnea lutea, rosea, der danach benannten Lappula deflexa, Anchusa myosotidiflora, einer Reihe von Myosotis-Arten, z. B. Myosotis palustris und caespitosa, schwächer bei M. arvensis. Eine für die meisten kapselfrüchtigen Familien charakteristische Wiederaufrichtung ist mir nirgends bekannt. Wenn sich die Fruchtstiele von Symphytum-Arten nach der Blütezeit aufrichten, so ist darin eine Verspätung der gewöhnlich zur Zeit der Anthese erfolgenden Aufrichtung zu erblicken, da die Blüten bei Symphytum in der Knospenlage, also nickend bleiben; sie haben also eine gegenüber der normalen gehemmte Entfaltung. Besonders klar liegen die Verhältnisse bei Borago officinalis, die sich wie die oben genannten Gattungen verhält. Der Blütenstiel richtet sich zur Blütezeit nicht vertikal auf, er bleibt in der Verlängerung der Wickelachse, während er sich dicht unter dem Kelch nach abwärts biegt und die Blüte auf diese Weise in positiv geotropische Lage bringt. Die Pflanze hat ein gewisses historisches Interesse, als sie das Objekt lieferte für die erste Untersuchung eines Blütenstiels auf Geotropismus durch

Dutrochet i. J. 1837. Ein Blick auf VI, 39 wird ohne weiteres die frappante Übereinstimmung mit der Entfaltung der Commelinacee Tinantia erkennen lassen. Die Analogie ist eine vollkommene, was Knospen, Blüten und Früchte betrifft. Der einzige Unterschied ist in dem Fehlen der Wiederaufrichtung zur Reifezeit gegeben, worin ich aber eine prinzipielle Abweichung ebensowenig erblicken kann wie in dem Fehlen der Wiederaufrichtung bei Linum- und Helianthemum-früchten. Das für solche Wiederaufrichtungen charakteristische Wachstum ist bei keiner Boraginacee zu finden.

Bei der Reife fallen die Teilfrüchte durch die nickende Lage der Stiele sofort zu Boden. Für die Verbreitung derselben wird man diese Lage demnach wohl nicht als vorteilhaft bezeichnen können. Sehr wohl läßt sich die Nutation jedoch damit in Verbindung bringen, daß die genannten Formen durch die Sernanderschen Versuche fast alle als ausgesprochene Myrmekochoren festgestellt sind (1906) und daher in ihrer Verbreitung ohnedies gesichert sind. Erwiesen ist dies für Borago officinalis, viele Nonnea-Arten, Myosotis und Anchusa.

Durch Borago ist nun auch die Brücke geschlagen zu den eingangs ausführlich besprochenen

Commelinaceen,

an deren Verhalten jetzt im Anschluß an die anderen Wickelinfloreszenzen nur mehr erinnert zu werden braucht. Das unter den Commelinaceen einzig dastehende Beispiel von Tinantia erscheint jetzt nach den Erfahrungen bei den übrigen Familien als das normale, unveränderte, sowohl was die Einrollung des Wickels im präfloralen, als die Bewegungen der Blütenstiele im postfloralen Stadium betrifft. Auch die Krümmungsrichtung entspricht den gewöhnlichen Verhältnissen. Unter den Commelinaceen war sie nur deshalb etwas schwer erklärlich, weil eben die Ausgangspflanzen ein abgeleitetes Verhalten zeigten, was bei ihrer isolierten Untersuchung nicht erkannt werden konnte, sondern erst eine vergleichende Betrachtung der sympodialen Infloreszenzen an den Tag legte. Trotzdem wurde ihre Betrachtung zur Einführung gewählt.

Ähnlich wie Tinantia verhält sich noch Tradescantia; die Krümmungsebene ist dort nur scheinbar durch das Zusammenrücken der Blüten verändert, wie es schon die Entwicklungsgeschichte bewiesen hat. Bei den übrigen Gattungen dagegen, die dem Typus von Commelina folgen, ist die Krümmungsrichtung in eine neue Ebene gelenkt, nämlich bei Commelina, Rhoeo, Zebrina, Tradescantia commelinoides, Cochliostema, Palisota. Dies steht, wie wir bei allen Gattungen und Arten nachzu-

weisen vermochten, mit der bei diesen Infloreszenzen auftretenden Klinotrophie in engstem Zusammenhang, hat also ihre kausale Erklärung gefunden. Bei Tinantia ist diese neue Blütensymmetrie auch zeitweise vorhanden, hat sich aber noch nicht alleinige Geltung verschafft; sie verdient daher unser erhöhtes Interesse.

Solanaceen.

Bewegungen an Knospen-, Blüten- und Fruchtstielen sind fast bei allen Solanaceen, soweit sie überhaupt durch die Ausbildung von Blütenstielen ermöglicht werden, anzutreffen. Die Blüte kann aufrecht stehen oder nach abwärts gewendet sein. Bei Solanum-Arten u. a. nutiert gewöhnlich die Knospe durch eine bogige Krümmung des ganzen Stiels, während zur Blütezeit der Stiel bis dicht unter die Blüte gestreckt ist, wo durch eine scharfe Krümmung, wie bei Borago, die Blüte abwärts gekehrt wird. Nach der Blütezeit ist das Verhalten ein verschiedenes, je nachdem Kapsel- oder Beerenfrüchte zur Ausbildung kommen. Bei den beerenfrüchtigen Solaninen und Lyciinen ist es die Regel, daß die Fruchtstiele in der nickenden Lage verharren oder sich erst postfloral in dieselbe begeben. So ist es bei allen mir bekannten Physalis-Arten, den meisten Solanum-Arten (Sol. luteum, nigrum, dulcamara, aureum, lycopersicum, tuberosum, Balbisii usw.), Capsicum annuum, Saracha viscosa. War bei ihnen, wie es für Solanum geschildert wurde, der untere Teil des Blütenstiels aus der Knospenkrümmung gestreckt, so erfolgt die Nutation neuerdings mittels des ganzen Stiels, wobei die apikale Krümmung wieder rückgängig gemacht wird, so daß trotzdem wieder Vertikallage hergestellt ist (V, 27, X, 75).

Bei Solanum-Arten aus der Verwandtschaft von Solanum nigrum, wo die Blütenstiele umgekrümmt oder bogig abwärtsgekrümmt sind, biegen sich dieselben postfloral unter kräftigem Wachstum von der Basis an vertikal nach abwärts, ganz ähnlich wie bei Ipomoea- und Convolvulus-Arten (VI, 40). Der Unterschied hängt mit der Intensität des Wachstums, die gerade bei diesen Arten sehr groß ist, zusammen. Überhaupt ist es bei Solanaceen häufig anzutreffen, daß der Blütenstiel und mit ihm manchmal auch der Kelch (Physalis, Nicandra) postfloral ganz enormes Wachstum zeigen und ein Vielfaches ihrer ursprünglichen Länge erreichen.

Ausnahmen von den Beerenfrüchtigen, d. h. solche, deren Fruchtstiele sich postfloral aufrichten, kommen vor, so die bekannten Korallenkirschen von Solanum capsicastrum und pseudocapsicum, nach Hansgirg (1893) noch eine Reihe anderer Solanum-Arten.

Atropa Belladonna verhält sich nach meinen Beobachtungen verschieden, je nachdem es an sonnigen oder schattigen Standorten gedeiht. Auf sonnigen Waldschlägen, wo sie unter den Neuansiedlern bekanntlich fast regelmäßig auftritt, fand ich die Stiele der Beeren fast stets in der Sproßrichtung gerade gestreckt. In tiefschattigen Wäldern dagegen, wo die Zweige überhaupt viel ausgeprägter plagiotrop

sind und die großen Blätter sich in einer Ebene ausbreiten, sind die Fruchtstiele derart nach abwärts, somit in derselben Richtung wie die Zweige selbst gebogen, daß jede Beere unter ihr großes laubblattartigen β-Vorblatt zu liegen kommt, das dann ein schützendes Dach über derselben bildet, wie etwa das Tragblatt von Impatiens Noli tangere über seiner Blüte. Von oben ist an einem solchen Schattenzweige von einer Beere nichts zu sehen.

Die kapselfrüchtigen Solaneen haben dagegen so gut wie durchwegs eine aufrechte Stellung der Frucht. Keine oder keine nennenswerten Bewegungen zeigen dabei die schon bei der Anthese aufgerichteten Stiele von Petunia nyctaginiflora, Hyoscyamus, Datura Tatula und stramonium, Nierenbergia frutescens, Nicotiana-Arten. Andere richten sich erst postfloral negativ geotropisch auf, so besonders energisch die Fruchtstiele von Nicotiana glauca, die an den schlanken, biegsamen Zweigen dieser schönen Kletterpflanze gleich Christbaumkerzen stets in streng vertikaler Lage stehen, während die Blüten etwa horizontal gerichtet sind. Aber auch krautige Nicotianaformen zeigen, weniger auffällig, dasselbe, so Nicotiana Langsdorfii und der Bastard N. Sanderae. Die verschiedene Orientierung zur Blütezeit soll nach Vaucher (1841) bei Nicotiana mit Unterschieden in der Länge der Sexualorgane in Beziehung stehen.

Die Kapseln dieser Solanaceen öffnen sich alle an der nach oben gekehrten Seite durch Längsrisse oder Deckel und haben so die Möglichkeit einer langsamen Samenausstreuung durch den Wind. Auf die ganz abweichenden Verhältnisse in der Stellung und Öffnungsweise der Frucht von Nicandra physaloides wird in einer späteren Publikation in anderem Zusammenhange einzugehen sein.

Die Solanaceen haben fast durchwegs nicht nur in ihren Inflorescenzen, sondern auch den vegetativen Teilen, sympodial-wickeligen, nur selten (Datura) mehr dichasialem Aufbau. Wo eigentliche Infloreszenzen vorhanden sind, wie bei den Solanum-Arten, zeigen dieselben in ihren Krümmungen ein den bisher behandelten Wickeln analoges Verhalten, d. h. die Krümmung erfolgt zu beiden Seiten der Wickelachse schräg nach außen. So ist die Entfaltung des Wickels von Solanum Balbisii von der Knospe bis zur Frucht mit dem von Borago in allen Einzelheiten völlig identisch (V, 27; VI, 39). Auch die scharfe Abwärtskrümmung der Blütenstiele in den wenigblütigen Wickeln von Solanum nigrum und seinen Verwandten (VI. 40), ist prinzipiell damit übereinstimmend.

Diese Infloreszenzen stehen an der aufrechten Sympodialachse, wie es sich aus dem wickeligen Aufbau des Sproßsystems ergibt, in 2 um 90° divergierenden Reihen. Dieselbe Divergenz haben auch

die Symmetrieebenen. Wo die Infloreszenzen durch Einzelblüten ersetzt sind, sind es die Symmetrieebenen der Einzelblüten, die abwechselungsweise um 90° voneinander divergieren (vgl. Schema V, 28). Diese 90°-Divergenz kann natürlich nur dann vorhanden sein, wenn es sich um median-dorsoventrale Blüten handelt. Dies ist bei den Solaneen aber keineswegs immer der Fall. Bei Physalis Alkekengi fallen z. B., wie schon Goebel festgestellt hat (1907), die Symmetrieebenen der Blüten nicht mit den Medianen ihrer Tragblätter zusammen, sondern sind von der Hauptsymmetrieebene nach beiden Seiten auswärts gedreht, so daß der Divergenzwinkel bedeutend größer als 90° ist. Die Blüten sind nicht epitroph, sondern schräg klinotroph (Schema V, 29). In auffallendem Zusammenhang damit erfolgt auch die Krümmung der einzelnen Blüten in zwei um ca. 130—150° divergierenden Ebenen. Bei anderen Solaneen sind die Symmetrieebenen noch stärker gedreht, ähnlich wie bei den Commelinaceen, eine vergleichende Betrachtung würde sicher wie dort Zusammenhänge mit der Richtung der Bewegungen feststellen lassen.

Symmetrieverhältnisse und Krümmungsrichtung an wickeligen Infloreszenzen im allgemeinen.

Die Verhältnisse, wie sie im Schema V, 28 wiedergegeben sind, stellen die ursprünglichen dar, die sich ohne weiteres aus den Symmetrieverhältnissen des Dichasiums ableiten. Sie sind bei den orthotropen Sympodien streng gewahrt, weil bei ihnen jede Krümmungsrichtung in die vertikale Lage führt und keine Abweichungen durch Geotropismus möglich sind. Ein solcher aufrechter Wickel ist aber doch ausgesprochen dorsoventral, er hat, ganz ähnlich wie der von Goebel (1913, IV, p. 200) aufgestellte Acanthaceentypus unter den Monopodien, eine Symmetrieebene, die den genannten 90°-Winkel halbiert. Sind die Blüten klinotroph, so bleibt, wie auch immer die Stellung der einzelnen Blüten sein mag, die Hauptsymmetrieebene des Wickels unverändert (Commelina, V, 16, Physalis, V, 29). Wird ein solcher Wickel plagiotrop — und dies ist fast regelmäßig der Fall —, so ist es diese Ebene, in der sich der Sproß, bzw. die Infloreszenz niederlegt. In dieser Ebene erfolgen auch die Entfaltungsbewegungen, die die Infloreszenzachse ausführt, insbesondere die Einrollung im Knospenstadium. Die Symmetrieebenen der Einzelblüten bilden damit, falls sie mediansymmetrisch sind, einen Winkel von 45°. An aufrechten Sympodien stehen sie alle vertikal, auch an klinotrophen Blüten. Beim Übergang zum plagiotropen Wuchs werden

diese Ebenen aber aus ihrer vertikalen Lage gebracht, außer bei solchen, deren Blütensymmetrieebenen mit der Hauptsymmetrieebene zusammenfallen (Commelina). Es wäre den Blütenstielen also nicht mehr möglich, unter Beibehaltung ihrer Symmetrieebene in vertikale, positiv geotropische Lage zu gelangen. Positiver Geotropismus hat sich aber überall, wo Untersuchungen angestellt wurden, als Ursache solcher Nutationen herausgestellt. Zwei Auswege sind möglich: Entweder es richten sich die einzelnen Internodien des Sympodiums auf, mit anderen Worten, sie werden wieder orthotrop oder sie vollführen eine Torsion. Eine Torsion im Blütenstiel selbst habe ich normal nirgends beobachtet. Beide angeführten Wege sind teilweise zugleich verwirklicht an den stark plagiotropen Infloreszenzen von Oxalis carnosa, und zwar ohne weiteres sichtbar, wenn zwischen den einzelnen Blüten deutliche Internodien ausgebildet sind. Die Krümmung des Blütenstiels kann dann wie normal an der ersten Blüte, deren Symmetrieebene immer vertikal bleibt, symmetrisch nach der abaxialen Seite erfolgen. An schon äußerlich dorsoventralen Blüten, wie denen von Oxalis carnosa oder den Portulacaceen, ist dies ohne weiteres ersichtlich.

Ein Beispiel, wo die Vertikalstellung der Symmetrieebene nur durch Torsion, und zwar besonders kräftig und anschaulich, erfolgt, liefert die Scrophulariacee

Phygelius capensis,

bei der es sich allerdings nicht um eine postflorale Nutation, sondern um die Stellung der ausgesprochen zygomorphen Blüten handelt. Goebel hat (1920, p. 287) auf die eigenartige Resupination dieser Blüten aufmerksam gemacht, die durch das Überbiegen der Blütenstiele nach unten, nicht, wie gewöhnlich, nach oben zustandekommt (vgl. seine Abb. auf p. 288). Bei der Entfaltung dieser Blüten sind aber außer dieser Überbiegung auch sehr regelmäßige Torsionen des Stieles beteiligt. Die einzelnen Äste der Gesamtinfloreszenz stehen in den Achseln der dekussierten Tragblätter völlig horizontal ab. Sie sind analog den ganzen Infloreszenzen von Oxalis carnosa gebaut, d. h. aus den beiden Vorblättern der Endblüte entwickelt sich „exotroph“, also nach beiden Seiten schräg nach außen, je ein Wickel. In diesen Wickeln liegen nun der Anlage nach die Symmetrieebenen der aufeinanderfolgenden Blüten alternative horizontal (1., 3., 5. usw.) und vertikal abwärts (2., 4. usw.), was sofort klar wird, wenn man den im Fig. 36 wiedergegebenen Grundriß von Oxalis carnosa vertikal stellt entsprechend der horizontalen Lage dieser Teilinfloreszenzen. An der entfalteten Infloreszenz stehen aber alle Blüten mit dieser Ebene vertikal abwärts. Dies wird ermöglicht

durch Torsionen, die die einzelnen Glieder des Sympodiums vollführen. Dasselbe würde erreicht, wenn nur die Stiele der 1., 3., 5. usw. Wickelblüte die Torsion von 90° ausführten, also auf bedeutend einfacherem Wege. Da aber schon der untere, vor der Verzweigung gelegene Teil diese Torsion erleidet, wird die in ihrer Anlage vertikal orientierte zweite Blüte in horizontale Lage gebracht, so daß diese erst wieder durch eine Torsion ihres Sympodialgliedes, diesmal im entgegengesetzten Sinne vertikal orientiert werden muß. Auf diese Weise pflanzen sich diese Torsionen alternative nach rechts und links durch alle Internodien fort.

Solche Erscheinungen finden ihre beste, zwangloseste Erklärung mit der Annahme, daß neben dem positiven Geotropismus auch ein epinastischer Faktor in der morphologisch vorgezeichneten Ebene wirksam ist. Durch das Angreifen dieser beiden, für sich allein symmetrischen Kräfte nach verschiedenen Richtungen wird die Torsion erzeugt, weshalb ich hier von induzierter Asymmetrie sprechen möchte.

Bei den in den vorhergehenden Kapiteln behandelten Wickelinfloreszenzen sind diese Verlagerungen der Symmetrieebene sehr untergeordneter Natur, einmal, weil an einfachen Wickeln auch bei völlig horizontaler Lage nur ein Abweichen von 45° entsteht (weil sie sich in der Wickelachse abwärts biegen), und weil zur Zeit der Blütenstielbewegungen, die erst postfloral einsetzen, die Wickelachse meist nahezu aufgerichtet ist. Es sind dann die Verhältnisse annähernd wie bei den aufrechten Sympodien.

Den Solaneen in vielen Punkten recht ähnlich und daher an dieser Stelle zu erwähnen ist die Entfaltung der interessanten

Loasaceen.

Der morphologische Aufbau in dieser fast rein südamerikanischen Familie ist ein ungeheuer wechselnder.

Bei der durch ihre Drehfrüchte bekannten

Bloumenbachia Hieronymi,

deren Sprosse ein einfaches Monopodium mit dekussierter Blattstellung präsentieren, stehen die Blüten jeweils nur in der Achsel eines der beiden Wirtelblätter und zwar derart, daß ihre Verbindungslinie eine rechts- oder linksläufige Spirale darstellt (Spirotrophie). Im Knospenstadium ist dieses Monopodium ganz ähnlich wie ein Wickel eingekrümmt, und zwar senkrecht zur bzw. in der Ebene zweier Wirtelblätter. Bis zur Blütezeit ist der kräftig wachsende Blütenstiel völlig vertikal aufgerichtet bis dicht unter den Kelch, wo eine scharfe Krümmung die Blüte nach abwärts biegt. Nach der Blütezeit wenden sich die langen Blütenstiele in weitem Bogen nach abwärts, worauf die apikale, scharfe Krümmung allmählich ausgeglichen wird, so daß die Frucht abwärts gerichtet ist. Diese postflorale Krümmung erfolgt korrekt nach der abaxialen Seite der Blütenstiele an dem in seinem noch wachs-

tumsfähigen vorderen Teil aufgerichteten Sproß. Wie bei den Winkelinfloreszenzen folgen auch hier die Blütenstiele erst nach dem Ausgleich der präfloralen Einrollung ihren eigenen Symmetrieverhältnissen. Die alten unteren Partien des über 1 m Länge erreichenden Sprosses sind auf den Boden niedergestreckt, so daß schon dadurch für eine gewisse Verbreitung gesorgt ist. Außerdem sollen die kugelig zusammengerollten Früchte auch als Windroller funktionieren.

Bei den Dichasien von

Loasa tricolor,

die durch ungleiche Ausbildung der beiden Seitensprosse schon sympodiale Tendenz offenbaren, sind die Knospenstiele bogig abwärts gekrümmt. Sie richten sich ähnlich wie bei Bloumenbachia und Solanum zur Blütezeit auf, postfloral erfolgt eine neuerliche Nutation an der Basis des zu etwa doppelter Länge wachsenden Stieles unter Ausgleich der apikalen Krümmung, und zwar senkrecht zur Ebene der beiden Seitensprosse.

Dagegen richten sich bei Loasa vulcanica (u. hispida) die Blütenstiele postfloral dicht unter dem Kelch, also in der schon zur Zeit der Anthese gekrümmten Zone, auf, während der basale gestreckte Teil des Stieles auch postfloral unverändert bleibt. Der Aufbau von Loasa vulcanica ist ein rein sympodialer, und zwar wickeliger und entspricht in Verbindung mit dem orthotropen Wuchs völlig dem von Physalis. Von den beiden Vorblättern ist aber nur das sterile ausgebildet und an dem Sproß hochgerückt, so daß eine sehr eigenartige Stellung entsteht, indem an jedem Nodium eine Blüte und ein um 90° divergierendes Blatt entspringt, im ganzen also der Sproß eine blatttragende und eine blütentragende Seite aufweist. Der Divergenzwinkel von 90° ist unverändert erhalten (VIII, 56*b*).

Bei Cajophora lateritia schließlich bleibt die Frucht – wiederum eine Drehfrucht – völlig unverändert in der Lage der Blüte nach abwärts gerichtet.

Wenn an die Behandlung der wickeligen Infloreszenzen die in der Hauptsache dichasial aufgebauten

Caryophyllaceen

angeschlossen werden, so können uns dieselben, was die Krümmungsrichtung anlangt, bei der nahen Verwandtschaft der beiden Verzweigungsarten nichts prinzipiell Neues bieten. Die Krümmungen erfolgen, wie es schon bei Loasa tricolor angegeben wurde, ebenfalls nach der der Abstammungsachse abgekehrten Seite, also senkrecht zur Ebene der beiden Tochtersprosse.

In den beiden Unterfamilien der Silenoideen und Alsinoideen sind Nutationsbewegungen der Fruchtstiele nur bei den letzteren weit verbreitet.

Bei den mit Ausnahme von Cucubalus kapselfrüchtigen Silenoideen zeigt fast allenthalben Blüte wie Frucht eine aufrechte Stellung. Wo die Blüte nutiert oder wenigstens nicht aufgerichtet ist, stellt sich der Stiel postfloral aufrecht, wie etwa bei Silene nutans, otites, tatarica, fimbriata. Dies gilt auch von dem beerenfrüchtigen Cucubalus, was für solche Früchte neben den genannten Solanum-Arten

eine bemerkenswerte Ausnahme darstellt. Die Kapseln öffnen sich an der Spitze (und schließen sich bei Befeuchtung wieder), so daß eine langsame Aussaat durch den Wind gesichert ist.

Unter den Alsinoideen, die ebenfalls fast ausnahmslos kapselfrüchtig sind (Ausnahmen bilden die schließfrüchtigen Paronychieen), sind die postfloral erfolgenden, von Gelenken ausgeführten Nutationen von Stellaria media und Holosteum umbellatum, die zur Reifezeit wieder rückgängig gemacht werden, schon seit langem, bei Holosteum schon von K. Chr. Sprengel (1793, p. 80) beobachtet worden. Es handelt sich nach verschiedenen Untersuchungen um geotropische Krümmungen und Umstimmungen. Bei Spergula arvensis, die in gleicher Weise postfloral ihre Blütenstiele abwärts biegt, fand ich die Aufrichtung der reifen Früchte nur manchmal, in der Regel blieben sie in ihrer nickenden Lage (IX, 64).

Diesem „Stellariatypus" sei nun ein zweiter, der „Saginatypus" gegenübergestellt, bei dem die Nutation und Wiederaufrichtung zeitlich wie bei Stellaria, aber nicht von einem basalen Gelenk, sondern dem obersten Teil des Stieles ausgeführt wird (IX, 65a und b). So fand ich es bei Sagina procumbens, subulata und Linnaei und konnte es bei der ersten ebenfalls als geotropisch bedingt erweisen. Von Interesse war es dabei, die Wachstumsverhältnisse im Vergleich zu Stellaria in Erfahrung zu bringen. Bei Stellaria wächst postfloral, wie schon flüchtige Messungen zeigten, der basale Teil sehr kräftig, der übrige sehr schwach, nach oben abnehmend, während umgekehrt bei Sagina sowohl nach der Anthese, als bei der Reife der apikale Teil kräftig wächst, im übrigen Stiel aber ein Wachstum nicht nachzuweisen war. Die Lage der Krümmungszone ist also lediglich durch das verschieden verteilte Wachstum bedingt. Bei der Reife der Frucht erleidet der apikale Teil des Stieles von Sagina eine sehr beträchtliche Verdickung und nimmt blasse Färbung an. Wie bei Oxalis handelt es sich auch hier um eine Vergrößerung, nicht eine Vermehrung der Rindenzellen. Der Sklerenchymring des übrigen Stieles kommt in dieser Region dagegen nicht zur Ausbildung — alles charakteristische Gelenkeigenschaften (IX, 66 und 67).

Unter den übrigen Alsinoideen finden sich zahlreiche Formen, die dem Stellariatypus folgen, also die basale Gelenkkrümmung aufweisen, aber meist sind die Bewegungen undeutlicher, sei es, daß die Nutation nur teilweise ausgeführt wird, sei es, daß, wie bei Spergula, die Wiederaufrichtung fehlt. Sehr deutlich ist die Nutation immerhin noch bei Malachium aquaticum, Stellaria nemorum, graminea, verschiedenen Cerastium- und Spergularia-Arten.

Dies Verhalten leitet über zu einem dritten, einem gemischten Typus. Man findet bei zahlreichen Alsinoideen die postflorale Nutation teilweise ausgeführt vom basalen, teilweise vom apikalen Teil, und zwar ist die basale Krümmung verschieden kräftig auch an ein und derselben Pflanze, wonach sich dann die apikale Krümmung in ihrer Stärke richtet. Hierher gehört vor allem die Gattung Möhringia (M. muscosa, trinervia und ciliata), Stellaria Holosteum, Cerastium Sonticum und subtriflorum u. a.

Zweifellos besitzen sie alle postfloral positiven Geotropismus, der je nach der Wachstumsverteilung sich äußern kann, bei kräftigem Wachstum an der Basis nur dort, umgekehrt bei alleinigem Wachstum an der Spitze, bei geringer Wachstumintensität in beiden Zonen oder nur an der Basis. Ebenso ist der Mangel der Wiederaufrichtung bei der Mehrzahl der Formen durch Wachstumsmangel zu erklären. Wo ich kräftiges Wachstum zur Reifezeit antraf, erfolgt auch eine Aufrichtung zu dieser Zeit.

Schon Sprengels scharfer Beobachtung (1793, p. 261) ist es nicht entgangen, daß z. B. bei Cerastium vulgatum die Stiele sich wieder aufrichten, bei Malachium aquaticum dagegen nicht. Er sucht es damit zu begründen, daß bei Malachium mit seinen schlaffen Stengeln die Ausstreuung der Samen aus der Kapsel doch nicht so funktionieren könnte, wie bei Cerastium. Ein Vergleich reichlicheren Materials zeigt aber, daß eine derartige Beziehung nicht besteht. Übrigens dürfte eine solche „Erklärung“ wenig befriedigen, solange wir nicht wissen, daß Malachium auf andere Weise für seine Verbreitung gesorgt hat, was Sprengel leider nicht angegeben hat.

Zum mindesten bei der Mehrzahl der Alsinoideen fehlen die Einrichtungen für eine verzögerte Samenentleerung und die Windaussaat, wie sie die meisten Silenoideen in ihren periodisch sich öffnenden und schließenden („xerochastischen“), langgestreckten Kapseln besitzen. Dazu gesellt sich, wie wir sahen, noch vielfach sogar eine die Samenentleerung begünstigende nickende Lage der reifen Kapsel. Über ihre Verbreitungsbiologie ist mit Ausnahme der echt myrmekochoren, elaiosomführenden Möhringia muscosa (Sernander 1906, p. 42) so gut wie nichts bekannt. Jedenfalls aber haben sie in irgendeiner Form Ersatz.

Zu dieser postfloralen Nutation kann bei den Caryophyllaceen auch noch eine präflorale, ebenfalls positiv geotropische Nutation der Infloreszenzäste und Blütenstiele kommen. Der Ausgleich erfolgt unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels bei ständig vertikaler Lage der Knospe (Spergula arvensis, Silene inflata, viridiflora). Die Richtung

dieser Krümmung ist in den einzelnen Infloreszenzästen, wie auch postfloral in den Blütenstielen, jeweils der Abstammungsachse abgekehrt, besonders anschaulich bei Spergula arvensis. In dem abwärtsgekrümmten Teil sind aber alle weiteren Verzweigungen in derselben Richtung gebogen. Ihren eigenen Symmetrieebenen folgen sie erst, wenn das unter ihnen liegende Internodium die Aufrichtung vollzogen hat. Es stimmt dies mit dem Verhalten der wickeligen Infloreszenzen überein, bei denen ebenfalls im präfloralen Stadium nur eine Krümmungsebene, die Hauptsymmetrieebene, besteht und die einzelnen Blütenstiele erst nach der Streckung ihren eigenen Symmetrieverhältnissen folgen; ganz ebenso bei den Monopodien der Loasacee Bloumenbachia. Übrigens ist das Verhalten der oberen Verzweigungen von Spergula arvensis, wo das Dichasium in reine Wickel übergeht, dem von Linum austriacum fast täuschend ähnlich.

Violaceen.

Die Blüten der Gattung Viola, die allein zur Untersuchung gelangen konnte, haben durch eine Krümmung des Stieles dicht unter dem Kelch eine mit der Bestäubung in Beziehung stehende schräg abwärts gerichtete Lage. Von Vöchting wissen wir (1882, p. 136 ff.), daß diese Lage geotropisch bedingt ist[1]). Die Blüten stehen einzeln in den Achseln von wechselständigen Laubblättern an aufrechten Sprossen oder bei den stengellosen Formen der Sektion Nominium auch direkt aus dem Rhizom entspringend, ganz ähnlich wie die (manchmal ebenfalls einblütigen) Infloreszenzen von Oxalis. Ihre Stiele sind durch eine dorsale Rinne deutlich dorsoventral, wodurch auch die Ebene bestimmt ist, in der alle Entfaltungsbewegungen sich abspielen.

Als Beispiel für das postflorale Verhalten diene

Viola canadensis,

eine weißblühende, nordarmerikanische Art mit aufrechten bis schräg aufgerichteten Stengeln, die systematisch zur Sektion Chamaemelanium gestellt wird. Die Blütenstiele senken sich nach der Anthese an ihrer Basis mittels eines vorläufig noch undeutlichen Gelenkes mehr oder weniger stark nach abwärts. Vertikallage des ganzen Stieles wurde nie beobachtet. Diese Krümmung erfolgt nur an aufrechten Stengeln in der Medianebene, bei schrägen Sprossen einseitig nach der nach abwärts gekehrten Seite. In diesem Falle führt der dorsoventrale Blütenstiel an der Basis eine leichte Torsion aus, welche die durch die Rinne

1) Bei einer Semperflorensform von V. odorata fand ich die Blüten im Oktober fast völlig aufgerichtet.

gekennzeichnete adaxiale Seite nach oben bringt. Die apikale, zur Blütezeit vorhandene Krümmung wird dabei teilweise rückgängig gemacht, eben soweit, daß die Frucht vertikal steht (VII, 43). Das diese Stellung auf positivem Geotropismus beruht, ist danach anzunehmen. Schon jetzt sind zwei Wachstumszonen vorhanden, außer dem basalen Gelenk der ganze über den Vorblättchen gelegene Teil des Stieles. In dieser Lage wird das Wachstum sistiert und wächst die Frucht heran. Bei der Reife setzt es neuerdings mit großer Energie ein, und zwar wiederum in zwei Zonen, wie bei Oxalis carnosa, in dem basalen Gelenk und einer apikalen Zone. Dabei wird auch hier das basale Gelenk gerade gerichtet, während die obere Wachstumszone sich scharf knieförmig vertikal aufrichtet (VII, 44). Das basale Gelenk und die Wachstumszone verdicken sich dabei gegenüber dem mittleren, nicht mehr wachsenden Teil ganz beträchtlich und verblassen. Beide Regionen zeigen dabei ausgesprochene Gelenkeigenschaften, die obere Zone nicht ganz so kräftig wie das Gelenk selbst: Mächtige Entwicklung der Rinde, Mangel des Sklerenchymringes und der Markhöhle, dafür reichlich Statolithenstärke in Mark und Rinde (VII, 45 a, b, c). Daß diese Aufrichtung negativ geotropisch ist, zeigt sich bei Horizontalstellung der Stiele.

Im präfloralen Stadium ist die Blüte der Violaceen meist sehr frühzeitig geneigt, und zwar schon als Knospe stets in der charakteristischen schrägen Blütenlage. Ursprünglich liegt der Krümmungsscheitel unterhalb der Vorblätter, später wandert er unter Streckung des unteren Teiles höher.

Viola canadensis ganz analog verhält sich Viola cornuta, bei der die basale Krümmung nur etwas schwächer ist, die apikale dafür um so stärker bleibt, bei V. Mundbyana fehlt die basale Krümmung ganz, statt dessen wird die apikale bis zur Vertikalen fortgesetzt, ferner V. tricolor, elatior, lutea, biflora, silvatica, calcarata. Allen ist gemeinsam positiv geotropische Vertikallage der jungen Frucht, bei verschieden starker basaler Krümmung, und Wiederaufrichtung bei der Reife. Die genannten Arten gehören außerdem den Sektionen Nominium, Melanium und Dischidium an, so daß dasselbe Verhalten jedenfalls bei allen wichtigeren Sektionen vorhanden ist. Für die Sektion Melanium gibt Wittrock (1904) allgemein die Aufrichtung an, Garke (Flora von Nord- und Mitteldeutschland) nennt sie außerdem für palustris, epipsila und uliginosa, Hansgirg (1893 p. 109) von V. multicaulis, alba, mirabilis, odorata, nevadensis, Willkommii, caespitosa, alpina, declinata. Für Viola canina hat sie übrigens schon K. Chr. Sprengel (1793, p. 399)

beschrieben. Sprengel hat sie auch schon in Beziehung gesetzt zu der Samenverbreitung. Die Samen werden, nachdem sich die drei Kapselklappen horizontal ausgebreitet haben, durch das Zusammenlegen der Klappenhälften, was nach Hildebrand (1873) durch die Austrocknung eines Stereidengewebes geschieht, der Reihe nach herausgequetscht und auf einige Entfernung fortgeschleudert. Wie bei Oxalideen und Geraniaceen geht also mit der Wiederaufrichtung der Fruchtstiele eine Schleudereinrichtung parallel.

Für die stengellosen Arten der Sektion Nominium, V. odorata, hirta, collina, sciaphila usw. findet sich in den Floren die Angabe: „Blütenstiele in der Fruchtzeit niedergebogen“ (Vollmann, Flora von Bayern) u. ä. Dies scheint sich zu beziehen auf die nach den chasmogamen zahlreich auftretenden, zu den eigentlichen kleistogamen überleitenden Blüten, die ihre Stiele schon zur Blütezeit niedergestreckt haben, und auf die kleistogamen selbst. Über deren Verhalten müssen mir erst weitere Versuche Klarheit schaffen. Die Früchte von wirklich chasmogamen Blüten konnte ich noch nicht beobachten. Nach Sernander (1906, p. 301) legen sich auch die aufrechten Blütenstiele postfloral passiv (!) durch das Gewicht der Früchte nieder. Dem wiederspricht aber die Hansgirsche Angabe von V. odorata (s. oben!). Wie dem auch sei, jedenfalls entwickelt sich bei diesen Arten die große Masse der Früchte an niedergestreckten Stielen dicht über dem Boden. Eine Fernverbreitung durch Ausschleuderung ist für sie unmöglich, einmal weil die Früchte in ihrer Lage auch bei der Reife bleiben (sie richten sich nicht auf, wie die kleistogam erzeugten Früchte von Oxalis acetosella), außerdem fehlt ihnen überhaupt der Schleudermechanismus.

Dafür sind diese Arten aber durchwegs ausgesprochen myrmekochor, ihre Samen besitzen große Elaiosome und werden auch nach den Versuchen Sernanders (1906, p. 54ff.) reichlich von Ameisen verschleppt. Man wird jedoch die niedergestreckte Lage ihrer Stiele oder gar die Reduktion der Schleudereinrichtung nicht als Anpassung an die Ameisenverbreitung betrachten können. Die große Verbreitung der Myrmekochorie auch unter aufrechten Pflanzen, selbst bei Schleuderfrüchten (Euphorbia) und bei Anemochoren (Centaurea usw.), ferner die häufige Erscheinung des passiven Umsinkens und des Verwelkens solcher myrmekochorer Pflanzen zur Reifezeit (nach Sernander!) spricht dafür. daß es sich um Reduktionen oder Hemmungen handelt, die durch die synzoische Verbreitungsweise ermöglicht, nicht aber dazu notwendig wurden, eine Auffassung, wie sie auch Sernander. der verdiente Myrme-

kochorenforscher, gelegentlich ausspricht (z. B. 1906, p. 393). Es finden sich übrigens auch unter den bestengelten, Samen ausschleudernden Viola-Arten myrmekochore, z. B. nach Sernander V. palustris, arvensis, tricolor, mirabilis, Riviniana. Seine Versuche (a. a. O. p. 135) zeigen aber, daß die bedeutend schwächere Myrmekochorie nicht mit dem aufrechten Wuchs, sondern der bedeutend schlechteren Entwicklung der Elaiosome zusammenhängt, weshalb diese Arten auch auf die Schleuderverbreitung nicht haben verzichten können. Das ursprüngliche Verhalten, auch der stengellosen Formen, ist aber zweifellos das mit Nutation und Wiederaufrichtung. Es findet sich daher auch noch bei einigen stengellosen Arten unverändert erhalten, z. B. bei V. primulifolia und Viola septentrionalis, nach Sernander auch bei Viola Patrini. Sie entbehren des Elaiosams und haben die normale Schleudereinrichtung.

Bei Viola primulifolia wird postfloral, während der Stiel sonst aufrecht bleibt, durch Fortführung der apikalen Krümmung die Frucht vertikal nach abwärts, bei der Reife unter besonders kräftigem Wachstum der oberen Stielpartie wieder aufwärts gerichtet. Die Aufrichtung erfolgt auch bei Viola septentrionalis, aber bei dieser Art zeigten die Stiele im postfloralen Stadium eine Nutation, die durch drei knieförmige Biegungen des Stieles die Frucht nach abwärts bis auf den Boden führten und die unwillkürlich an die Fruchtstiele von Oxalis acetosella erinnern. Auch bei der Aufrichtung ist die Ähnlichkeit vorhanden (s. dieses!).

Viola elatior ist insofern von Interesse, als die Stiele der kleistogam erzeugten Früchte, die am Sproß ober den chasmogamen während des ganzen Sommers entstehen und relativ zu diesen sehr kurze Stiele haben, bei der Samenreife doch noch die Aufrichtung durch kräftiges Wachstum ausführen und darin denen von Oxalis acetosella gleichen. Bei den kurzgestielten kleistogamen Blüten von Viola mirabilis und biflora fehlt überhaupt die Nutation, auch die der Knospen und Blüten, bei letzterer fand ich sie häufig, aber schwach ausgebildet.

Die Übereinstimmung in der postfloralen Entfaltung von Viola mit derjenigen von Oxalis ist nach dem Gesagten eine weitgehende, ja im Falle von Viola septentrionalis und Oxalis acetosella sogar eine verblüffend große. Den Grund hierfür müssen wir wiederum in einer bis zu einem gewissen Grade ähnlichen Organisation suchen. Diese spricht sich nicht nur in der Wuchsform der ganzen Pflanzen — teils stengelige, teils stengellose Kräuter — aus, sondern auch in den Symmetrieverhältnissen der Infloreszenzen, die den einblütigen mancher Oxalis-Arten entsprechen, ferner dem physiologischen Verhalten der Frucht — in beiden Fällen eine bis zur Reife wachsende, erst nach der Dehiszenz trocknende Kapsel — und der damit wohl im Zusammenhang stehenden Wachstumsverteilung (vgl. p. 145 ff.!). Dagegen ist der Versuch, in teleologischem Sinne die Übereinstimmungen durch Gleichheit der Lebens-

weise, andererseits die Unterschiede umgekehrt erklären zu wollen, völlig ergebnislos. Dabei stoßen wir auf Schritt und Tritt auf die von Goebel gewonnene Erkenntnis, daß die Lebenserscheinungen viel zu mannigfaltig sind, als daß wir sie aus der Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen erklären könnten.

Asclepiadaceen.

In der Gattung Asclepias führen mehrere Arten, von den mir bekannten Asclepias cornuti, die häufig kultivierte Bienenpflanze, und A. Fremonti, sehr auffällige, aber meines Wissens noch nirgends beschriebene Krümmungen aus. Die scheindoldigen, reichblütigen Infloreszenzen dieser stattlichen Pflanzen stehen extraaxillär fast völlig aufrecht an den hohen orthotropen Sprossen. Die Stiele der Blüten, die bei trockenem Wetter reichlich von Bienen besucht und bestäubt werden, biegen sich nach dem Abblühen scharf nach abwärts, und zwar alle ziemlich gleichzeitig und nach der dem Hauptsproß abgekehrten Seite. In diesem Stadium fallen die meisten Stiele ab und nur wenige, meist 1—2, entwickeln reife Früchte. Die jetzt noch kleinen Fruchtknoten wachsen nun ganz enorm heran und werden zu großen, ihre Stiele an Länge um das Doppelte bis Dreifache übertreffenden Balgfrüchten. Zugleich werden die schwachen Blütenstiele, die zur Zeit der Anthese die relativ kleinen Blüten kaum aufrecht halten können, äußerst kräftig und starr und vermögen so die Last der Früchte zu tragen; desgleichen die Infloreszenzstiele, die sich dabei in die Richtung des Hauptsprosses stellen. Die Früchte selbst stehen nicht wie ihre Stiele abwärts, sondern biegen sich nach deren Nutation scharf nach oben. Durch die beiden nach entgegengesetzter Seite gerichteten, je volle 180° betragenden Krümmungen kommt die Frucht wieder in vertikale Lage und wird außerdem ganz eng an den steifen Infloreszenzstiel angepreßt. Für die basale Krümmung wurde nachgewiesen, daß sie induziert ist (geotropisch). An 4 abwärts festgebundenen Infloreszenzen blieb die Krümmung aus (VII, 46). Die Aufrichtung der Frucht erfolgte trotzdem normal. Auch für sie ist es wahrscheinlich, daß sie auf geotropischer Induktion beruht. Ein Analogon haben diese schönen Entfaltungsbewegungen nur in der schon behandelten Oxalis corniculata und in Geranium- und Erodium-Arten (z. B. Erodium cicutarium). Da auch hier die Stellung der Frucht im Raume durch die Krümmung gar nicht geändert wird, kann als besondere Bedeutung nur eine „innere“, auf der Krümmung als solcher beruhende in Betracht kommen. Dabei muß man sich auch immer vor Augen halten, daß andere Asclepias-Arten, wie A. curassavica und incarnata,

die ebenso gebaut sind, die charakteristische Krümmung nicht aufweisen. Bei ihnen richten sich die Früchte mit den Stielen vertikal aufwärts. „Es geht so, es ginge aber auch anders“ gilt solange, als wir nicht tatsächliche, auf die Krümmung bezügliche Unterschiede zwischen den beiden Gruppen kennen.

Die gleiche eigenartige Doppelkrümmung ist auch bei anderen Asclepiadaceen, die alle ganz ähnlichen Infloreszenzbau besitzen, noch weiter verbreitet.

So stimmt Gomphocarpus physocarpus nach der in Engler Prantl[1]) gegebenen Abbildung völlig mit Asclepias cornuti in der Entfaltung überein. Die Notiz Schumanns über „merkwürdige konstante Krümmungen des Blütenstieles, derart, daß die Spitze der Teilfrüchte einen vollen Kreis beschrieb und die reife Teilfrucht sich nach oben richtete[2]), die er bei den Arten der Gattungen Gomphocarpus und Schizoglossum beobachtete, kann sich nur hierauf beziehen. Auch die Abbildungen von Calotropis procera[3]) und Daemia cordifolia[4]) lassen deutlich dasselbe Verhalten erkennen. Wie schon Asclepias cornuti und Fremonti innerhalb ihrer Gattung durch besondere Größe ihrer Früchte auffallen, so sind auch bei den genannten Gattungen, bzw. Arten, den Abbildungen nach zu schließen, die Früchte ausnehmend groß entwickelt, vielleicht eine durchgehende Korrelation.

Bei Vincetoxicum officinale, das ganz ähnliche Balgfrüchte wie Asclepias hat, krümmen sich die Fruchtstiele postfloral nach abwärts, ebenfalls unter kräftigem Dicken- und Längenwachstum, die Früchte aber führen keine Aufrichtung aus. Wenn eine Teilfrucht ausgebildet ist, steht diese etwa vertikal, anderenfalls spreizen sie kräftig auseinander.

Primulaceen.

Alle Primulaceen sind kapselfrüchtig. Trotzdem sind die Bewegungen der Fruchtstiele in keiner Weise einheitlich. Bei der Mehrzahl bleibt der Blütenstiel postfloral aufrecht bezw. er richtet sich erst auf, wenn die Blüte nach abwärts orientiert oder doch nicht aufgerichtet war. Letzteres Verhalten zeigen z. B. zahlreiche Arten der Gattung Primula z. B. Primula elatior, farinosa, officinalis u. a.), Cortusa Matthioli, Androsace elongata, Soldanella (alpina, pusilla, montana), Dodecatheon. Die Kapseln all dieser Pflanzen springen ähnlich denen der Silenen am oberen Ende mit hygroskopisch sich öffnenden und schließenden Zähnen, die von Soldanella mit sehr kleinen Deckeln auf, so daß in Verbindung mit der Elastizität der trockenen Fruchtstiele eine langsame Windaussaat gesichert ist. Primula elatior, officinalis und farinosa sind in Skandinavien sogar Wintersteher (Sernander 1906, p. 304).

---

1) Natürliche Pfl.-Fam.: Asclepiadaceen von Schumann, VII, 2, p. 234.
2) Ebenda, p. 204. Die Schilderung ist nicht sehr treffend.
3) p. 232.
4) p. 257.

Bei einer ebenfalls großen Anzahl von Primulaceen erfolgt jedoch auch umgekehrt eine postflorale, nicht mehr rückgängige Nutation der Blütenstiele. Beispiele hierfür sind: Anagallis arvensis und coerulea (wahrscheinlich auch alle anderen Arten), Lysimachia nemorum und nummularia, Asterolinum adoense, Hottonia palustris.

Unter den abwärts gerichteten Kapselfrüchten muß auch der Gattung

Cyclamen

gedacht werden. Die eigenartigen Einrollungen von Cyclamen europaeum, neapolitanum und Coum u. a. sind schon des öfteren beschrieben [1]) und gedeutet, zuletzt aber von Goebel (1920, p. 144), besonders in Verbindung mit der einfachen Nutation von C. persicum betrachtet und die Grundlosigkeit der bisherigen teleologischen Deutungen beleuchtet worden. Goebel hat darauf hingewiesen, daß die Einrollung sowohl symmetrisch in einer Ebene erfolgen kann, wie auch asymmetrisch schraubig. Im ersteren Falle haben wir ein im Vergleich zu C. persicum nur quantitativ verschiedenes Verhalten. Dem habe ich nur noch Ergänzendes hinzuzufügen. Bei streng symmetrischen Einrollungen findet man regelmäßig, wie bei den präfloralen Einrollungen von Allium ophioscordon und Drosera, daß die Windungen (hier oft 3—5 volle Umdrehungen) nach oben zu ganz regelmäßig immer enger werden, was ein langsames Zunehmen der Wachstumsdifferenz voraussetzt (VIII, 54a). Solche ausgesprochene Uhrfederwindungen fand ich bei Cyclamen neapolitanum, africanum, graecum und europaeum; bei letzterem unter 85 Früchten bei 20 völlig, geradezu mathematisch symmetrisch; bei den übrigen 65 bildete der Stiel die Form einer enggewundenen Drahtspule, wobei die einzelnen Windungen fest aneinandergelegt waren (VIII, 54b). Ich führe auch diese Spulenwindung noch nicht auf asymmetrisches Wachstum zurück. Wo sie nämlich auftritt, findet man regelmäßig die Windungen gleich weit bleiben, es fehlt die Abnahme des Krümmungsradius nach oben. Eine Einrollung in einer Ebene ist bei ihnen schlechthin unmöglich, sie müssen sich auch bei völlig symmetrischem Wachstum nebeneinanderlegen. Genetisch sind die oberen Windungen älter, die Einrollung schreitet im Stiel nach abwärts fort. Wo bei solchen spulenartigen Stielen die Windungen im oberen Teil enger werden, sieht man sofort die Tendenz zu einer symmetrischen Rollung. Eine dritte Möglichkeit ist die, daß die Windungen zwar gegen die Basis weiter werden, aber nicht hinreichend, um eine ausgesprochene Uhrfederrollung herbeizuführen. In diesem Falle entsteht eine „spirale

1) Vgl. z. B. Hildebrand, Bot. Zeitung, Leipzig 1895.

conique, dont les anneaux toujours plus étroits, sont terminés par la capsule“ (Vaucher 1841, III, p. 743) (VIII, 54c). Ganz dieselben Formen fand ich bei C. neapolitanum, graecum und africanum. Daneben kommen wohl auch wirklich asymmetrische Schraubenrollungen vor, wie bei Vallisneria oder Palisota, bei anderen Arten vielleicht noch häufiger, jedenfalls aber treten sie weit in den Hintergrund gegenüber dem hier geschilderten gewöhnlichen Verhalten. Die in systematischen Werken (Wettstein, Syst. Botanik; Garke, Flora) gegebenen Abbildungen reifer Früchte mit weit auseinandergezogenen Spiralen gehören aber nicht hierher, die zu dieser Zeit schon gewelkten und faulenden Stiele haben ihre natürlich gewachsene Rollung nicht mehr erhalten. Daß auch bei Cyclamen die Einrollung nur mit Epinastie, wenigstens unter ihrer Mitwirkung erklärt werden kann, scheint nur die geschilderte strenge Wahrung der Symmetrieebene anzudeuten. Die weitgehende Übereinstimmung mit den präfloralen Einrollungen gestattet auf das von Allium und Drosera Gesagte zu verweisen.

Besondere Beachtung verdient auch das Verhalten einer Primula-Art, nämlich der, wie der Name sagt, so gut wie stengellosen

Primula acaulis,

deren Postfloration ich leider zu beobachten noch nicht Gelegenheit hatte. Ihre Blütenstiele legen sich nämlich zum Unterschiede von den oben beschriebenen Arten postfloral auf den Boden nieder, wie schon Lehmann entdeckt („Pedicelli numerosi erecti . . . . . ., post florescentiam deflexi“ 1818, p. 31) und nach ihm Vaucher beschrieben hat: „Les calices défleuris sont redressés dans toutes les ombelles pédonculées, tandis que dans l'Acaulis à ombelles sessiles, les pédicelles se déjettent fortement pendant la maturation, et finissent par se coucher sur le terrain“ (1841, VIII, p. 737). Danach scheint die Krümmung eine aktive zu sein. Doch schreibt noch Sernander (1906, p. 305) von einem postfloralen „Erschlaffen“ und „Herabfallen“ der Blütenstiele[1]). Diese Frage muß daher offen gelassen werden. Sie ist auch nicht von grundlegender Bedeutung. Wichtiger ist, daß Primula acaulis zum Unterschiede von den aufrecht fruchtenden Arten mit ausgesprochen ballistischer Samenverbreitung ähnlich wie die bodenfrüchtigen Viola-Arten eine typische mit schönen · Elaiosomen ausgerüstete Myrmekochore darstellt. Auch für Cyclamen europaeum wird Myrmekochorie von Hildebrand (1898) und schon Kerner (1811, V, p. 802) an-

1) Ich möchte aber diese Ausdrücke nur mit Vorsicht aufnehmen, da ich für das postflorale „zu Boden sinken“ von Triteleia uniflora z. B. (p. 271) sicher ebenfalls Wachstum und Aktivität beobachtet habe.

gegeben. Dieser Verbreitungsersatz mag wohl den beiden Pflanzen ihre postfloralen Extravaganzen ohne Schaden ermöglicht haben. Für Primula acaulis hat diese Ansicht schon Sernander (1906, p. 39ff.) als Beispiel für die phylogenetische Entstehung solcher Beziehungen überhaupt in äußerst klarer Weise ausgesprochen und als die „einfachste von den theoretisch möglichen Erklärungen“ bezeichnet. Nicht alle postfloralen Nutationen bei Primulaceen sind aber mit dieser Myrmekochorie verbunden. Für Anagallis mag vielleicht der niederliegende, weitausgreifende Wuchs, jetzt auch die anthropochore Verbreitung Ersatz liefern, für Hottonia die Wasser- und Tierverbreitung, für Lysimachia stehen Untersuchungen über Myrmekochorie noch aus.

Die Einrollungen von Cyclamen an sich haben aber mit der Myrmekochorie nichts zu tun, wenn man sie auch früher für das Einbohren der Früchte in die Erde verantwortlich zu machen suchte. Dies wäre doch viel leichter und besser durch eine einfache Abwärtskrümmung wie bei C. persicum möglich. Eine teleologische „Erklärung“ ist man hierfür bis heute ebenso schuldig geblieben, wie auf die Goethesche Frage, wozu sich das Schaf seine ursprünglich offenbar als Verteidigungswaffe funktionierenden Hörner „um die Ohren gewickelt habe“. Bei solchen ausgesprochenen „Dysteleogien“, wie sie z. B. auch die symmetrisch eingekrümmten Mammutzähne darstellen, hat man in der Zoologie von „einmal eingeschlagenen Entwicklungstendenzen“(Döderlein) gesprochen, die sogar zum Aussterben der betreffenden Formen führen konnten. Es sind lehrreiche Gegenstücke zu den Rollungserscheinungen an Pflanzenorganen, die den reinen Nützlichkeitslehrern schon lange einen Dorn im Auge bildeten. „Im organischen Leben wird“ eben „selbst das Unnütze, ja da Schädliche selbst in den notwendigen Kreis des Daseins aufgenommen, um ins Ganze zu wirken und als wesentliches Bindemittel disparater Einzelheiten“ (Goethe).

Kompositen.

In dieser Familie sind Entfaltungsnutationen, die sich bei der Beschaffenheit der Infloreszenz naturgemäß nur auf die Stiele der ganzen Körbchen erstrecken können, nicht sehr häufig, aber doch da und dort anzutreffen. Des öfteren diskutiert und untersucht wurden seit ihrer Entdeckung durch K. Chr. Sprengel (1793, p. 376) die postfloralen Bewegungen der Stengel von Tussilago farfara. Eine exakte physiologische Untersuchung verdanken wir Vöchting (1882). Sowohl Nutation als Wiederaufrichtung beruht nach ihm auf Geotropismus. Das ganze physiologische Verhalten stimmt in auffälligster Weise mit dem der Knospen

von Papaver, somit auch mit dem eingangs geschilderten von Allium neapolitanum überein. Es war daher von Interesse, ob auch die Wachstumsverhältnisse bei der Wiederaufrichtung mit denen übereinstimmen, wie sie bei der Aufrichtung der Infloreszenzen von Allium und überhaupt beim Ausgleich präfloraler Nutationen vorliegen.

Es wurden an verschiedenen Pflanzen die Schäfte vor Eintritt der Nutation zur Blütezeit in 10 mm lange Zone geteilt und täglich bis zur Fruchtreife, die nach 8—10 Tagen (unter besonders günstigen Wachstumsbedingungen) eintrat, nachgeprüft. Es ging daraus hervor, daß bei der Aufrichtung die maximale Wachstumszone, die hier am Ende der Blütezeit etwa in der Mitte des Stengels liegt ebenfalls höher steigt und nach oben zu die Krümmung ausgleicht. Auch der Krümmungsscheitel wandert aufwärts, indem zu der Zeit, wo sich die negativ geotropische Region nach oben ausdehnt, der Gipfel noch positiven Geotropismus besitzt. Dieser Typus der Wiederaufrichtung nutierender Fruchtstiele, der mit dem für präflorale Krümmungen charakteristischen vollständig übereinstimmt, reiht sich dem ersten an, der bei Fruchtstielen weit häufiger ist und den wir z. B. bei Oxalis, Viola, Alsineen, Claytonia usw. vorgeführt haben. Bei diesem letzteren wird das Wachstum für lange Zeit überhaupt sistiert, um plötzlich und gleichzeitig wieder einzusetzen.

Dem Verhalten von Tussilago folgen von Kompositen z. B. noch: Microseris Douglasii, Dimorphotheca aurantiaca, Venidium calendulaceum. Bei Senecio Veitchianus und Stenocephalus, wo die Körbchen an kurzen Stielen zu einer langen Traube vereinigt sind, biegen sich die Stiele postfloral ebenfalls nach abwärts, und zwar — wie nachgewiesen wurde — geotropisch. Eine normale Aufrichtung durch Wachstum führen die Stiele nicht mehr aus, erst bei der Austrocknung, die hier bei der Reife auch die Stiele der Körbchen ergreift, werden diese etwas gerade gerichtet.

Ganz dieselbe Erscheinung wie Tussilazo postfloral, positiv geotropische Nutation und Wiederaufrichtung, zeigen eine Reihe anderer Kompositen nur präfloral, während sie von der Blütezeit an keine Bewegungen mehr aufweisen. Hierher gehören Leontodon hastilis, Aster Bellidiastrum, Scorzonera eriosperma, Acroclinium roseum, Brachycoma iberidifolia, Lactuca perennis und Scariola. Bei den rispig zusammengesetzten Infloreszenzen erstreckt sich die Nutation zunächst auf die ganzen Infloreszenzäste, später nur mehr auf die Knospenstiele.

Hieran schließt sich eine dritte Gruppe, deren Körbchen sowohl präfloral, wie postfloral Nutationen zeigen, zur Blütezeit und bei der Fruchtreife aufrecht stehen. Beispiele liefern Cotula coronopifolia und Arctotis stoechadifolia.

Teleologische Deutungen liegen bis jetzt nur für die in erster Linie beobachtete Tussilago vor. So meint schon Sprengel (1793), daß durch die inverse Lage der Fruchtboden besser von der Sonne erwärmt und die Fruchtreife begünstigt würde. Durch die auf p. 383 geschilderten Versuche konnte ich aber von einer derartigen Begünstigung nichts

feststellen. Alle von späteren Autoren stammenden Deutungen stellen kritiklose „Schutzhypothesen“ dar, von denen als Beispiel nur das von Lindmann (1884) gegebene angeführt sei: „Men andämålt met lutningen kan ej vara annat, än att göra blomsamlingen under frukternas utbildningstid obemärkt samt på den öppna växeplatsen skydda dessa för väder och vind, för torka och nattfrost, ofta också för sakning, som deremot, bir välkommen, då frukternas, skola spridas, ty då rätar stjlken åter upp sig. Måhända är också det lutande läget en hoila för växten, da ingen särskild kraft tages i anspråck för tyngkraftens öfvervinnande“. Alles Annahmen, „species mixtae“, wie sie Goebel nennt (1920, p. 7), von denen keine auch nur durch eine Beobachtung gestützt ist.

Cucurbitaceen.

Bei den Cucurbitaceen mit ihren durchwegs beerenartigen Früchten, ist es das regelmäßige Verhalten, daß der Blütenstiel, und zwar nur der allein auch postfloral noch wachsende der ♀ Blüten, sich postfloral nach abwärts biegt und die Frucht in Vertikallage bringt. So geschieht es z. B. bei Luffa gigantea und aegyptiaca, Cucurbita maxima und pepo, Momordica Charantia, Benincasa cerifera, Echinocystis lobata und Wrigthii, Thladiantha dubia, Ecballium elaterium, die Beispiele ließen sich häufen. Die Nutation ist überall eine aktive, auch bei den großen Kürbisfrüchten von Cucurbita, Benincasa, sie tritt sofort nach dem Abblühen ein, wo einerseits die Frucht noch ganz klein und leicht, andererseits aber der Stiel relativ zur Größe der Frucht schon überaus kräftig ist.

Daß die Krümmungen geotropisch sind, ersieht man aus der Konstanz, mit der dieselben bei jeglicher Orientierung der Sprosse immer nach abwärts erfolgen, was bei den rankenden Pflanzen ohne weitere Versuche deutlich ist. Bei diesen ist auch, wenn sie zum Beispiel an Mauern emporklettern, nicht im geringsten ein Einfluß der einseitigen Beleuchtung auf die Richtung der Krümmung zu bemerken. Für die schweren Früchte etwa von Cucurbita pepo oder Benincasa cerifera ist die nickende Lage der Fruchtstiele die einzig mögliche, um ein vorzeitiges Abfallen derselben zu verhindern. Man könnte daher versucht sein, in der Krümmung der Fruchtstiele, wenn sie auch schon frühzeitig eintritt, eine Anpassung an die Größe der ausgebildeten Frucht zu erblicken. Dem ist verschiedenes entgegenzuhalten: 1. Die Nutation ist auch bei Früchten anzutreffen, deren Stiele wohl imstande wären, sie aufrecht zu tragen (Ecballium). 2. Eine postflorale, positiv geotropische Nutation ist bei Beerenfrüchten überhaupt eine weitverbreitete, bei den

Solanaceen z. B. die herrschende Erscheinung. Bei ihnen kommt das Gewicht der Frucht überhaupt nicht in Frage. 3. Wenn für die Früchte von Cucurbita, Benincasa usw. bei ihrer gegenwärtigen Größe eine andere Lage gar nicht möglich ist, so könnte diese Lage doch nur entstanden sein, als sie überhaupt noch kleiner waren, oder als ihre Stiele noch kräftiger waren und die Früchte auch aufrecht tragen konnten. Danach ist es natürlicher anzunehmen, daß die riesige Ausbildung der Früchte erst als Folge der nickenden Lage möglich war, ähnlich wie es Goebel auch für die großen Blätter von Anthurium-Arten gezeigt hat. Viele Cucurbitaceen sind mit ihren Früchten ohnehin an die Grenzen der Möglichkeit gegangen. Entweder sind die Früchte so groß, daß die immerhin kräftigen Stiele eben noch ausreichen, oder, wenn die Früchte relativ klein bleiben, können die Stiele sehr schwach und dünn ausgebildet sein, wie z. B. bei Echinocystis oder Thladiantha. Beides aber setzt die nickende Lage der Fruchtstiele voraus.

Ausnahmen von dem geschilderten Verhalten, d. h. Fehlen der Nutation, kenne ich von drei Gattungen, nämlich den kleinen Beeren von Bryonia, den ungestielten Früchten von Sicyos (z. B. S. angulatus) und bei Cyclanthera. Bei der letzten Gattung (beobachtet an C. explodens und pedata) stellen sich die Früchte nach der Anthese vertikal aufrecht, sie besitzen negativen Geotropismus, wozu sie durch die relativ geringe Größe ihrer Früchte und die kurzen, kräftigen Stiele befähigt erscheinen.

Eine spezielle Bedeutung erhält die Nutation bei

Ecballium elaterium,

der Spritzgurke, für die Samenverbreitung. Bei der Ablösung vom Fruchtstiel werden die Samen in der bekannten Weise an der Ansatzstelle des Stieles ausgespritzt (vgl. Kerner 1891, V, p. 771). Die inverse Fruchtlage bedingt es, daß die Samen nicht gegen den Boden, sondern in weitem Bogen in die Luft geschleudert werden. Es handelt sich bei dieser Nutation offenbar um eine Ausnützung, und zwar einer in der Familie fast allgemein verbreiteten Eigenschaft zu einem sehr leistungsfähigen Verbreitungsmodus. Dazu kommt aber noch ein weiterer ausschlaggebender Faktor, der meines Wissens in keiner Darstellung berücksichtigt ist. Die Frucht bleibt nicht in der nach der Blütezeit eingenommenen vertikalen Lage, in der die Samen vertikal ausgespritzt, also sehr schlecht verbreitet würden. Kurz vor der Reife beginnt der Stiel in seinem oberen Teil kräftig zu wachsen. Dadurch hebt er einerseits die Frucht weiter über das Blattwerk empor, andererseits bringt er sie auch in eine veränderte Lage. Die Wachstumsverhältnisse sind, ohne daß Messungen nötig gewesen wären, denen im

Stiel von Tussilago bei der Reife analog. Vor allem erfolgt sehr deutlich ein Höhersteigen des Krümmungsscheitels (V, 55), wenn es auch nicht zu einer völligen Aufrichtung des Stieles kommt. Zuletzt ist der ganze Stiel gerade gestreckt und nur in seinem allerobersten Teil dicht unter der Frucht schräg abwärts gerichtet. Die Frucht befindet sich in dieser 45°-Stellung zur Zeit der Ausschleuderung gleich einem Geschützrohr bei Bogenschuß in der ballistisch für Erlangung einer weiten Flugbahn absolut günstigsten Stellung — tatsächlich eine erstaunliche Leistung, durch die aber nur dasselbe erreicht wird wie an den stets aufrechten Früchten von Cyclanthera explodens durch die an Impatiens erinnernde Schleudereinrichtung.

Convolvulaceen.

Die postfloralen Nutationen von Ipomoea, die unter starkem Wachstum, besonders der charakteristischen Verdickung des Blütenstieles erfolgen, sind seit Vaucher des öfteren beschrieben worden. Bannert (1920) fand auch hierfür positiven Geotropismus als Ursache. Ich habe dem nur hinzuzufügen, daß auch in der Gattung Convolvulus das vollständig gleiche Verhalten bei einer größeren Zahl von Arten zu finden ist. Bei der Mehrzahl, zu denen insbesondere auch die zahlreichen sessilifloren Formen gehören, fehlt jede Nutation. Dagegen zeigen Convolvulus elongatus, siculus, alsinoides, penicillatus, fatmensis und pentapetaloides postfloral eine sehr scharfe Abwärtskrümmung an der Basis des Blütenstiels (wenn wir den unter den beiden Vorblättchen gelegenen Teil wie bei den mehrblütigen Infloreszenzen von Ipomoea als Infloreszenzstiel der einblütigen Infloreszenz bezeichnen wollen).

Diese Arten zeigen, wenn auch schwächer, die für Ipomoea charakteristische Verdickung des Blütenstiels. Schon Vaucher ist diese Beziehung in der bei ihm noch vereinigten Gattung Convolvulus aufgefallen und er hält „cette disposition à grossir et à se déjeter“ für eine „organisation primordial“ (1841, III, p. 430). Seine Vermutung, daß es nur die Arten mit mehrblütigen Infloreszenzen seien, bei denen die Nutation vorkäme, trifft aber nach dem Gesagten nicht zu. Die Kapseln reifen und öffnen sich in nickender Lage.

Eine Wiederaufrichtung erfolgt dagegen bei Convolvulus tricolor, aber nicht in der gewöhnlichen Weise erst bei der Reife. Die Blüten stehen einzeln in den Achseln der Laubblätter, ihre Stiele sind mit zwei Vorblättchen ausgerüstet, wie auch z. B. bei C. elongatus. Diese beiden Vorblätter sind aber meist deutlich auseinandergerückt und bilden keine scharfe Grenze im Stiel, womit es zusammenzuhängen scheint, daß sich der ganze Stiel einheitlich bei der Krümmung verhält. Er biegt sich nach dem Abblühen, das an der ephemeren, nur wenige Stunden geöffneten Blüten mittags 2 Uhr erfolgt, in großem Bogen — aktiv! — nach abwärts (Fig. 56 b), und zwar so rasch, daß am nächsten Morgen die Krümmung bereits ausgeführt ist. In dieser Lage wird die Krone

abgeworfen. Schon an den folgenden Tagen beginnt aber der Stiel sich langsam wieder aufzurichten, zunächst in seinem oberen Teil, so daß eine S-förmige Krümmung entsteht (VIII, 56 c). Bis zur Reife verlängert sich der ganze Stiel noch beträchtlich. In vielen Fällen bleibt ein ± kräftiger Rest der S-förmigen Krümmung überhaupt erhalten, meist aber tritt eine allmähliche Streckung des Stieles ein, der dann nur durch eine leichte Biegung unter dem Kelch die Frucht aufrecht stellt (d). Die alten Teile der Sprosse legen sich unregelmäßig auf die Erde nieder.

Die Pflanze weicht von der Regel besonders ab, weil die Nutation nicht wie gewöhnlich bis zur Reife erhalten bleibt, die Wiederaufrichtung nicht mit einem bestimmten Entwicklungsstadium die Frucht koinzidiert und von oben ihren Ausgang nimmt. Etwas einigermaßen Ähnliches, aber doch in seiner Art verschieden, haben wir bei der Liliacee Bulbine longiscapa kennen gelernt. Physiologisch müßte Convolvulus tricolor noch näher geprüft werden. Die Wiederaufrichtung scheint sicher auf negativem Geotropismus zu beruhen.

Die Frucht stellt bei allen Arten eine kugelige Kapsel dar, die erst sehr spät, beim völligen Austrocknen der Wand und auch des Blütenstiels, unregelmäßig aufspringt. Besondere Verbreitungsmittel sind mir nicht bekannt.

Leguminosen.

Es kann sich hier nicht um den Versuch handeln, die Entfaltungsbewegungen der Leguminosenblüten, die in ihren Einzelheiten, auch innerhalb der Gattungen, recht ungleichmäßig verlaufen, erschöpfend zu behandeln. Es seien nur die hauptsächlichsten Typen und die über den Rahmen der Familie hinaus interessierenden Einzelheiten herausgegriffen. Ausgegangen sei von der Gattung

Coronilla.

Bei fast allen mir bekannten Coronilla-Arten führen die Blütenstiele sehr charakteristische Bewegungen aus, die schon Hansgirg zur Aufstellung eines eigenen Coronilla-Typus veranlaßten. In den doldigen Infloreszenzen sind die einzelnen Blüten im Knospenstadium schon sehr frühzeitig, solange überhaupt makroskopisch Blüten zu unterscheiden sind, allseits nach außen eingekrümmt. Erst beim Aufblühen richten sie sich auf, so daß sie die für die meisten Papilionaceen charakteristische horizontale Blütenlage besitzen. Nach der Blütezeit werden die bis dahin zarten Blütenstiele kräftig und führen weitere Bewegungen aus. Dabei ist das Verhalten der einzelnen Arten kein einheitliches,

läßt sich aber in der Hauptsache in zwei Gruppen sondern. Bei Coronilla montana, coronata, minima (und nach Hansgirg auch eriocarpa) stellen sich die einzelnen Blütenstiele horizontal, die Hülsen selbst aber sind durch eine scharfe Krümmung des Stieles an der Ansatzstelle des Kelches vertikal nach abwärts gerichtet. Aus der Tatsache, daß bei horizontalem Festbinden der Infloreszenz die Blütenstiele alle, solange sie wachstumsfähig sind, sich horizontal, die Früchte vertikal stellen, geht hervor, daß die Stiele diageotropisch sind, die Hülsen selbst positiv geotropisch reagieren.

Dagegen konnte die Stellung der Knospen nicht durch veränderte Orientierung beeinflußt werden, sie scheinen ihre Krümmung, wenigstens in der Hauptsache, einem epinastischen Wachstum ihres Stieles zu verdanken.

Anders bei Coronilla varia (und nach Hansgirg C. cretica). Bei diesen richten sich, bei gleichem präfloralen Verhalten, die Hülsen nach der Blütezeit umgekehrt vertikal aufwärts. Die Stellung der einzelnen Blütenstiele ist dabei nicht einheitlich wie bei der ersten Gruppe, sondern strahlig, entsprechend ihrer Stellung in der doldigen Infloreszenz (VII, 47). Die Hülsen selbst stehen aber alle vertikal, indem bei den äußersten horizontalen Stielen der basale Teil der Hülse eine Aufwärtskrümmung ausführt. Die langgestreckten Hülsen verhalten sich demnach wie Stengelorgane, sie biegen sich negativ geotropisch auf. Man kann ihre Krümmung durch rechtzeitige Umkehrung von Infloreszenzen noch bedeutend verstärken, da sie immer wieder vertikale Lage anstreben (VII, 48). Die Angabe Hansgirgs (1893, p. 100), daß sich die Früchte der beiden letztgenannten Arten wie die von Coronilla montana verhielten und sich erst bei der Reife aufrichteten, ist den Tatsachen widersprechend. Eine nochmalige Aufrichtung bei der Reife ist mir bei Leguminosen überhaupt nicht bekannt und ist bei der Natur ihrer Früchte auch kaum denkbar (vgl. p. 371!).

Geotropische Krümmungen an der Frucht selbst,

wie sie bei Coronilla varia vorhanden sind, und besonders im Experiment deutlich wurden, sind auch anderweitig im Pflanzenreich an langgestreckten Früchten zu finden. Ganz ähnlich sind sie z. B. bei

Corydalis rosea, deren Blütenstiele ganz verschiedene Stellung im Raum einnehmen, so daß die an horizontalen und abwärts gerichteten Stielen sitzenden Schoten, die alle negativ geotropisch sind, in ihrem basalen Teil die Krümmung ausführen müssen.

Bei der Banane (Musa) stehen die einzelnen fleischigen Früchte an den nach abwärts gekehrten mächtigen Infloreszenzen scharf nach oben gebogen. Auch für diese Krümmung, der experimentell begreiflicherweise schwer beizukommen ist,

vermute ich als Ursache negativen Geotropismus, nach der meist vertikalen Lage ihres oberen Teiles und der je nach der Stellung an der Infloreszenz verschieden starken Krümmung der Frucht zu schließen (VIII, 62).

Bei Turritis glabra legen sich die langen dünnen Schoten wie bei vielen anderen Koniferen (z. B. Sisymbrium officinale) mit dem Blütenstiele nach oben dicht an die Infloreszenzachse an. Für Turritis wurde diese Bewegung durch Umkehrung ebenfalls als geotrophisch nachgewiesen. Geschieht dies rechtzeitig, so führen die noch wachstumsfähigen Schoten sehr energische Krümmungen aus, die zur Vertikalstellung führen.

Damit zurück zu den Leguminosen!

Bei Coronilla scorpioides (VIII, 61) biegen sich die sehr kurzen Blütenstiele postfloral scharf nach abwärts und stellen die Hülsen wie bei Coronilla montana vertikal. Die Hülsen selbst sind aber überdies im apikalen Teil vogelklauenartig eingekrümmt. Die konvexe Seite bei dieser Krümmung ist immer die Nahtseite der Hülse, beruht also, da auch eine Veränderung durch andere Orientierung nicht erzielt werden konnte, auf Epinastie.

Diese Krümmung leitet, wie schon im Namen angedeutet ist, über zu den viel ausgesprocheneren Hülsenkrümmungen in der Gattung (Scorpiurus).

Scorpiurus.

Bei Sc. vermicularis, deren schon zur Blütezeit wie die ganze Pflanze niedergestreckte und nur im vorderen Teil etwas aufgerichtete (einblütige) Infloreszenzstiele sich postfloral völlig horizontal auf den Boden niederlegen, verläuft diese epinastische Krümmung in $1—1^1/_2$ vollen Windungen streng in einer Ebene und ist daher nur quantitativ von der von Coronilla scorpioides verschieden (VIII, 59). Bei Scorpiurus subvillosus dagegen erfolgen diese Einrollungen asymmetrisch, dazu in mehreren, bis zu sechs vollen Windungen in Form einer gegen die Spitze enger werdenden Schraube (VIII, 60).

Die Abnahme des Krümmungsradius nach oben ist wie bei den eingerollten Stielen auch bei diesen eingerollten Früchten zu finden. Bei dieser Einrollung bleibt aber in allen Windungen die reichlich mit Weichdornen besetzte Nahtseite der Hülse auf der konvexen Seite. Die ursprüngliche Dorsoventralität spricht sich auch hierin aus. In der Mitte hat die Hülse regelmäßig einen deutlichen Umkehrpunkt, ähnlich wie eine Ranke, indem die basalen großen Windungen immer im Uhrzeigergegensinn verlaufen und plötzlich nach rechts umschlagen. Das Zustandekommen ist aber, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, ein anderes als bei den Ranken. In der ersten Periode, in der die engeren oberen Windungen gebildet werden, werden diese durch eine Bevorzugung der rechten Flanke im Wachstum gegenüber der linken nach links abgelenkt, im späteren Stadium, wo im oberen Teil die Windungen fertig gestellt sind und das Wachstum erloschen ist, während sich jetzt die großen basalen Windungen bilden, umgekehrt nach rechts durch eine Bevorzugung

der linken Flanke, so daß eine Gegenläufigkeit der basalen und apikalen Windungen resultiert. Die Hülsen von Scorpiurus öffnen sich übrigens, nebenbei bemerkt, nicht, ohne, wie die Gliederhülsen von Hedysarum, Coronilla-Arten u. a. in Stücke zu zerfallen.

Es wurden diese, auch schon teleologisch gedeuteten (epizoische Verbreitung) Fruchtkrümmungen nur angeführt, weil sie uns ein Gegenstück zu den Einrollungen der Knospen- und Fruchtstiele, etwa denen von Cyclamen, liefern, indem sie ebenso eine Reihe bilden, angefangen von den schwachen Einbiegungen über die symmetrisch-spiralige Einrollung zu den asymmetrischen Schrauben. Eine ähnliche Reihe führt zu den auf Hyponastie beruhenden asymmetrischen Einrollungen der meisten Medicagohülsen (s. darüber Goebel 1920, p. 228).

Postflorale Abwärtskrümmungen sind außer bei Coronilla unter den Leguminosen noch weit verbreitet, beispielsweise seien genannt: Ononis natrix, bei dem sich postfloral nur der über den Vorblättern gelegene Teil des Blütenstiels nach abwärts biegt (geotropisch!) und stark verdickt, Pisum sativum, Phaseolus multiflorus, Ervum lens, verschiedene Lathyrus-Arten. Ferner gehört hierher das bekannte Zurückschlagen der abgewelkten Blüten in den Köpfchen vieler Trifolium-Arten, von einheimischen, z. B. Tr. repens, hybridum, montanum, agrarium, procumbens, badium, nach Taubert (in Eugler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam.) fast bei der ganzen Sektion Amoria und der ganzen Sektion Calycomorphum. Darwin (1881) hält diese Krümmung, die er bei Tr. repens beobachtete, für autonom-epinastisch, da sie an den abwärts gerichteten Infloreszenzen von Trifolium subterraneum in der gleichen Weise nach oben erfolge, hier übrigens, wie bei der ganzen Sektion Calycomorphum, auch an den rudimentären sterilen Blüten. Ich konnte bei Tr. repens durch horizontale und inverse Lage ebenfalls keine Veränderung erzielen. Sie stimmen darin mit den Knospen von Coronilla überein.

Bezüglich der geokarpen Leguminosen (Trifolium subterraneum, Arachis hypogaea, Voandzeia subterranea, Vicia amphicarpa) kann ich nur auf Theunes Arbeit und die dort zitierte Literatur verweisen. Nebenbei sei bemerkt, daß Abwärtsbiegungen der ganzen Infloreszenzen auch bei anderen Leguminosen nicht fehlen (Mimosa).

Eine postflorale Aufrichtung findet sich außer bei Coronilla varia z. B. noch bei Thermopsis montana, Oxytropis montana, Astragalus glycyphyllus (IX, 68), hier mit sehr konstanten Überbiegungen, die wohl auf das im oberen Teil früher sistierte Wachstum, vielleicht auch auf Hyponastie zurückzuführen sind, bei den blasig aufgetriebenen Colutea-ähnlichen Hülsen von Baptisia australis (X, 81), die durch ihre Aufrichtung dasselbe erreichen, was bei Colutea durch die Torsion der Hülsenbasis geschieht, nämlich eine Auswärtskehrung der Hülsenunterseite.

Bei einer Anzahl von Leguminosen stellt sich die Hülse konstant horizontal, z. B. bei Tetragonolobus siliquosus, sowohl an den niederliegenden Stielen in deren

Verlängerung als auch an aufgerichteten unter einem Winkel von 90°, ferner bei Lathyrus aphaca, dessen Hülsen am Ende hyponastisch aufgebogen sind, Lotus corniculatus, dem fertilen Hülsenteil von Arachis hypogaea. Bei dem Gewicht und der Länge der Hülsen bei Lathyrus aphaca und Tetragonolobus stellt das immerhin eine ansehnliche mechanische Leistung dar.

Nach der Behandlung der Hülsenfrüchte seien nun noch einige kurze Betrachtungen über die

Verbreitung der postfloralen Entfaltungsbewegungen bei den einzelnen Fruchtgattungen

angestellt.

Man pflegt die Früchte seit langem einzuteilen in Trockenfrüchte und Saftfrüchte, bei den ersteren unterscheidet man weiter in Schließfrüchte und Springfrüchte. Auch die Springfrüchte werden einheitlich zu den Trockenfrüchten gezählt, obwohl es für manche ganz offensichtlich ist, daß ihre Öffnung nicht erst bei der Austrocknung erfolgt (z. B. Schleuderfrüchte von Impatieus). Noch Kerner sagt (1891, II, p. 424) aber ausdrücklich allgemein von kapselartigen Früchten: „Ihr Samengehäuse ist zur Zeit der Reife in ganzem Umfange ausgetrocknet." Dagegen weist schon Pfeffer (Pflanzenphysiologie) darauf hin, daß zwar das Phaenomen des Aufspringens selbst ein physikalisches sei, daß aber doch das Zustandekommen der physikalischen Bedingungen ein physiologisches Problem darstelle. 1912 hat Guppy durch vergleichende Wägungsversuche für die Kapseln überhaupt andere Resultate bekommen. Er stellte zunächst fest, daß von dem Gesamtgewichtsverlust, den ein Same bei der Reife durch Wasserentzug erleidet und der insgesamt etwa die Hälfte des Frischgewichtes beträgt, sowohl bei der Beere als bei der Kapsel nur ein geringer Teil auf die Zeit vor der Reife bzw. vor der Kapselöffnung fällt. Sie erleiden den größten Wasserverlust erst an der Luft. Ein Leguminosensame ist dagegen bei der Öffnung der Hülse schon endgültig ausgetrocknet (p. 253). In weiterer Verfolgung dieser Tatsachen findet er, daß in der Kapsel „the dehiscence, however arising, corresponds with the maximum growth of the fruit" und kommt zu dem Satze: „The capsule dehisces and dries, the legume dries and dehisces" (p. 275). Von Kapseln studierte er speziell Viola, Stellaria, Arenaria, Iris, Primula und Scilla.

Diese Ergebnisse sind für uns von Wichtigkeit für die Beurteilung der sogenannten „postkarpotropischen" (Hansgirg) Bewegungen, d. h. der Wiederaufrichtung von Fruchtstielen bei der Reife. Solche Bewegungen, von denen die mir bekannten im vorhergehenden alle behandelt sind, kennen wir nämlich in allererster Linie von Kapselfrüchten

(Tinantia, Alsineen, Viola, Oxalis, Montia, Claytonia), es sind sogar davon weitaus die Mehrzahl Schleuderfrüchte, also solche, für die ein besonders lang anhaltendes Wachstum auch der Kapsel anzunehmen ist, wenn auch der Vorgang der Ausschleuderung selbst auf der beginnenden Trocknung beruht. Auch die Ablösung der Geraniaceenteilfrüchte von der Mittelsäule scheint mir physiologisch ein ganz ähnlicher Vorgang wie die Öffnung der Oxaliskapseln zu sein. Bei „Saftfrüchten" ist mir ein einziger Fall einer Wiederaufrichtung bekannt, Ecballium elaterium, wohl nicht durch Zufall wieder eine auch bei der Reife noch recht lebenstätige Schleuderfrucht, unter den Schließfrüchtigen nur die Aufrichtung einiger Kompositenkörbchen, bei denen das starke Wachstum mit den physiologischen Vorgängen im Fruchtboden und Involukrum, in Zusammenhang stehen mag. Wir können sagen, daß überall, wo wir ein kräftiges Wachstum bei der Reifezeit an nutierenden Fruchtstielen gefunden haben, auch eine Wiederaufrichtung eintritt. Ja manchmal ließ sich sogar an ein und derselben Pflanze zeigen, daß eine Wiederaufrichtung eintritt oder ausbleibt, je nachdem das starke Stielwachstum einsetzt oder nicht (Claytonia, Alsineen).

Für die Hülsenfrüchte, die nach den Feststellungen Guppys bei der Öffnung schon ausgetrocknet und abgestorben sind und die demnach zu dieser Zeit auch kein Wachstum der Stiele mehr aufweisen, ist das Fehlen der Wiederaufrichtung von vornherein selbstverständlich; in ähnlicher Weise bei den Schließfrüchten, bei denen mir kein Fall einer Wiederaufrichtung des Fruchtstieles bekannt ist.

Nun gibt es aber auch Kapseln, die bei der Reife in ihrer nickenden Lage verharren: Campanulaceen, Convolvulaceen, Cistaceen, Nemophila, Linum, Commelinaceen, Nicandra. Der Mangel der Wiederaufrichtung wäre auch bei ihnen auf das Fehlen des Stielwachstums zurückzuführen. Tatsächlich ist mir bei keiner ein Wachtum bei der Reife bekannt, bei vielen konnte ich es durch Messung als sicher fehlend nachweisen. Auch in der Öffnungsweise scheint sich dies auszudrücken, indem die Kapselöffnung wenigstens bei den meisten von ihnen (Campanula, Convolvulus, Ipomoea, Nicandra, Nemophila) erst beim völligen Austrocknen, ähnlich wie bei den Hülsen, erfolgt. Die Guppyschen Untersuchungen erstrecken sich auf solche Kapseln nicht. Nicht bei allen nickend bleibenden Kapseln muß aber hiernach die Öffnung erst nach den Austrocknen erfolgen. Es wäre denkbar, daß sich das Wachstum nur auf die Frucht, nicht den Stiel erstreckt.

In der postfloralen Nutation selbst aber läßt sich eine solche Beziehung zur Natur der Frucht nicht feststellen. Wir finden sie gleich

häufig bei Beeren- und Kapselfrüchten, auch bei Schließfrüchten. In diesem Stadium verhalten sich auch alle Früchte, Saft- und Trockenfrüchte, gleich hinsichtlich ihres Wassergehaltes, sie sind alle „Moist fruits“ (Guppy, p. 261). Wo dagegen schon die Blüte in nickender Lage sich befindet, läßt sich im allgemeinen sagen, daß eine postflorale Aufrichtung bei den Kapselfrüchten in der Regel, bei den Beerenfrüchten nur ausnahmsweise erfolgt (Cucubalus, einige Solanum-Arten).

Warum der zur Blütezeit bei der ersten Gruppe vorhandene negative Geotropismus bald in positiven umschlägt, bald erhalten bleibt, wird allerdings noch solange rätselhaft sein, als wir nichts Genaueres über die Natur des Geotropismus überhaupt wissen. Die Lösung dieses Problems wird der Experimentalphysiologie und der Vererbungslehre überlassen bleiben.

Die letzte vergleichend zu betrachtende Pflanzengruppe, die der

Wasserpflanzen,

sei eingeführt durch die Familie der

Nymphaeaceen.

Die Nymphaeaceen schicken von den hypogäischen Sprossen aus ihre Blüten etweder nur bis zur Wasseroberfläche empor oder aber sie heben sie auf mehr oder weniger langen Stielen über den Wasserspiegel. Mit einer einzigen Ausnahme, der Gattung Nelumbo, führen sie alle postflorale Bewegungen aus, durch die die Früchte in das Wasser befördert werden.

Bei den „schwimmenden“ Blüten geschieht das vielfach dadurch, daß sich der im oberen Teil immer aufgerichtete Blütenstiel postfloral auf das Wasser niederlegt, beispielsweise bei Nymphaea alba oder Nuphar luteum, Victoria. Bei Nuphar pumilum, dessen kleine gelbe Blüten etwas über die Wasseroberfläsche emporragen, ist diese Krümmung schon ganz beträchtlich. Daneben kommen aber auch sehr energische, bogige Abwärtskrümmungen vor, die die Frucht tief unter Wasser versetzen, so z. B. bei Nymphaea gigantea oder Brasenia purpurea (X, 72). Bei Brasenia gesellt sich dazu noch die allmähliche Tieferlegung des Hauptsprosses durch das Weiterwachsen an seinem oberen Ende nach dem Beispiel von Trapa natans. Zu dieser einfachen Abwärtskrümmung kann noch eine zweite entgegengesetzte Krümmung dicht unter der Frucht kommen, wodurch diese nach oben orientiert wird, aber dabei doch unter Wasser bleibt. Ganz besonders schön zeigte dies z. B. Nuphar advena, bei dem sich sowohl die Blüten während der Anthese als auch die Blätter über Wasser erheben (vgl. VII, 50). Auch bei

einer Gartenhybride der Gattung Nymphaea, deren Blütenstiele sich tief unter Wasser biegen, habe ich diese aufrechte Fruchtlage, natürlich unter um so schärferer Krümmung, beobachtet. Euryale ferox, die in seichtem Wasser gezogen wurde und chasmogame Blüten an die Oberfläche schickte, legte diese postfloral horizontal auf den Boden nieder, um aber dabei die Frucht selbst doch ständig durch die angegebene Krümmung in vertikaler Lage zu halten, ganz ähnlich wie die Körbchen von Taraxacum officinale an den postfloral niederliegenden Schäften[1]). Daß die letztere Krümmung auf Geotropismus beruht, ist äußerst wahrscheinlich. Die Abwärtskrümmung selbst aber müßte erst noch untersucht werden.

Besondere Beachtung verdient

Nymphaea candida.

Deren Blütenstiele, im übrigen völlig mit denen der ähnlichen häufigeren Nymphaea alba übereinstimmend, erleiden postfloral eine sehr auffallende schraubige Einrollung, durch die die Früchte tief unter Wasser, zuletzt bis nahe auf den Grund gezogen werden. Das Verhalten, das ich im Gebiete der Osterseen in Oberbayern entdeckte und an zahlreichen Exemplaren durchgehends antraf, entspricht vollkommen dem von Vallisneria spiralis; auch was die Stärke der Rollung betrifft, steht sie ihr nicht nach. Professor Glück bestätigte mir, dasselbe an Früchten von Nymphaea candida auch in anderen Gegenden fast regelmäßig beobachtet zu haben, bei N. alba nur sehr selten und dann nur andeutungsweise. Jedenfalls ist es ein Merkmal, das die beiden Arten ebenso sicher unterscheidet, wie die übrigen systematischen Diagnosen. In Abb. 3 sind zwei Pflanzen, eine noch blühende und eine mit zwei abgeblühten Stielen versehene, wiedergegeben. Bei der letzteren hat die Rollung erst begonnen, die

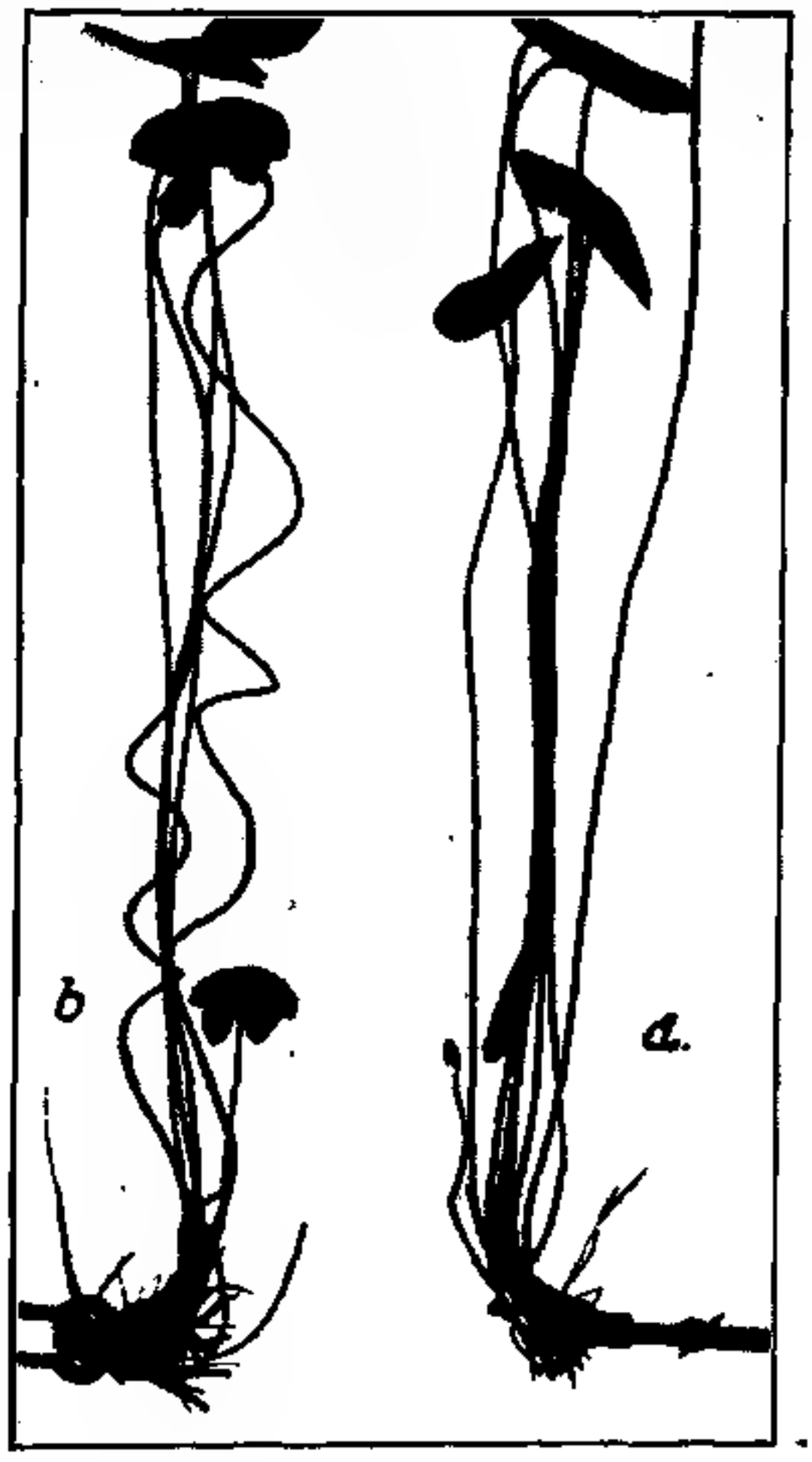


Fig. 3. Nymphaea candida. Blütenstiele bei *a* vor, bei *b* nach Beginn der Einrollung.

1) Vgl. Vöchting 1888, p. 177.

Windungen, die übrigens durch die hängende Lage bei der Aufnahme auseinandergedehnt sind, werden später noch bedeutend kräftiger zusammengezogen. Dagegen ist aus den Abbildungen in diesen Stadien auf den ersten Blick ersichtlich, daß die Fruchtstiele deutlich länger sind als die Blattstiele, was zur Blütezeit nicht der Fall ist. Man braucht auch nur solche Fruchtstiele vor der völligen Einrollung geradezustrecken, um sich zu überzeugen, daß sie dann regelmäßig weit über Wasser reichen, nicht aber vor der Einrollung.

Es ist das für die Beurteilung von Vallisneria im Auge zu behalten, für die erst Chatin und Goebel auch bei der postfloralen Einrollung Wachstum angenommen haben entgegen der alten Fabel von der Kontraktion des Stieles. Ich habe bei Vallisneria selbst mit Messungen wenig Glück gehabt. Während der kurzen Zeit, wo die Stiele noch streckungsfähig sind, ist das Wachstum sehr gering, die Stiele sind aber so leicht dehnbar, daß eine genaue Messung, auch mit Markierung, unmöglich war. Immerhin war eher eine Verlängerung als eine Verkürzung zu konstatieren.

Schwächere asymmetrische Einrollungen von Blütenstielen habe ich auch bei anderen Nymphaea-Arten beobachtet, recht deutlich z. B. bei Nymphaea stellata und coerulea und einer ganzen Anzahl von Gartenhybriden.

Eine völlig isolierte Stellung unter den Nymphaeaceen nimmt die Gattung Nelumbium ein, von der

Nelumbium nuciferum,

die indische Lotosblume, zur Beobachtung gelangte. Es erheben sich bei ihr nicht nur die Blüten, sondern auch die schönen Schildblätter hoch über das Wasser und auch die Früchte verzichten darauf, nach der Blütezeit zur Reife wieder ins Wasser zu gelangen. Eine postflorale Bewegung führt die merkwürdige Schein- und Sammelfrucht trotzdem auch hier aus. Es biegt sich der zur Blütezeit gänzlich aufrechte Stiel nach dem Abblühen wenig unterhalb der Frucht verschieden kräftig, meist nicht ganz bis zur Horizontalen, nach der Seite. Über die Natur dieser Krümmung wurde mir sofort Klarheit verschafft, als ich ihre Richtung beobachtete. Diese zeigte mit wenigen Ausnahmen nach Südosten bei Dutzenden von Früchten. Von Passanten konnte man dabei allen Ernstes die Ansicht hören, die Pflanze befriedige auf diese Art ein Sehnen nach ihrer südöstlichen Heimat, wohl auch nach dem Gelobten Lande, eine wahrhaft kuriose Auffassung des pflanzlichen „Liebeslebens“. Die schon ohnehin recht reichliche Lotoslyrik könnte von dieser Seite noch

erfolgreiche Erweiterung erfahren. In Wirklichkeit war in dem betreffenden Kulturhaus die Südostseite durch eine auf der Gegenseite befindliche Wand die stärkst beleuchtete. Es genügte daher ein mit einem Fenster versehener Pappezylinder, der nach Überstülpen das Licht in der Hauptsache von der Gegenseite einfallen ließ, um die fraglichen Empfindungen ins Gegenteil zu verwandeln. Die oben erwähnten Ausnahmen erklärten sich daraufhin aus Veränderungen des Lichteinfalles durch gelegentliche Überdeckung der Früchte von Laubblättern. Ob sich die Früchte auch in der Heimat der Pflanze in der Natur so verhalten, vermag ich nicht zu sagen. Fruchtansatz beobachtete ich nur an zwei Karpellen, alle übrigen Früchte hatten sich parthenocarp entwickelt. Die Scheinfrucht selbst mag infolge ihres reichen Chlorophyllgehaltes und ihrer ansehnlichen Oberfläche immerhin nebenbei beträchtlich assimilieren. So wird auch ihr eigenartig positiv-heliotropisches Verhalten, das sie mit Laubblättern und Blüten, meines Wissens aber mit keiner anderen Frucht teilt, verständlich. Daß dadurch die Samen leichter mit Assimilaten versorgt werden können als auf dem Umweg durch das Rhizom von den Blättern her, daß sie durch die schräge Lage vielleicht nebenbei auch besser erwärmt werden, ist wohl anzunehmen. Wenn die grünen, parthenocarp entstandenen Scheinfrüchte abwelken, streckt sich der Schaft wieder gerade. Es scheint dies jedoch nicht mehr auf Wachstum zu beruhen.

Menyanthaceen.

Echte Wasserpflanzen liefert uns in dieser Familie die Gattung Limnanthemum, von der zahlreiche Arten sehr schöne Entfaltungsbewegungen ausführen. Es sind diejenigen, deren Sprosse untergetaucht sind und die kompliziert sympodial aufgebauten Infloreszenzen[1]) an die Wasseroberfläche bringen. Dort werden sie mittels eines oder zweier Schwimmblätter in niedergestreckter, horizontaler Lage schwimmend erhalten. Das Verhalten ist nicht völlig einheitlich; als Beispiel für die eine Gruppe diente mir das schöne tropische Limnanthemum Humboldtii, das andere Verhalten kenne ich nur von dem einheimischen L. nymphaeoides, dem einzigen Vertreter der Sektion Waldschmidtia. Bei

Limnanthemum nymphaeoides

entwickelt sich die Infloreszenz aus zwei lateral stehenden, laubblattartigen Vorblättern, die auch als Schwimmblätter funktionieren. Die Knospenstiele stehen entsprechend der Lage des ganzen Sprosses in dessen Verlängerung horizontal und richten sich einzeln vor der Anthese zunächst im oberen Teil und dann fortschreitend nach unten auf, wobei sie sowohl positiv heliotropisch als insbesondere negativ geotropisch reagieren. Nach dem Abblühen der ephemeren Blüten legen

1) Vgl. Goebel, S., Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, vol. IX, p. 120 (1891) und Wagner, R., in Bot. Zeitung, 53. Jahrg., 1895, p. 197.

sie sich wieder annähernd horizontal, also in die Ausgangslage, auf das Wasser nieder (X, 83).

Auch bei

Limnanthemum Humboldtii

liegen die Knospen horizontal, aber diesmal der Sproßrichtung entgegengesetzt. Die Aufrichtung erfolgt wie dort und bei der postfloralen Niederkrümmung biegen sich die Stiele über die Knospenlage hinaus tief unter die Wasseroberfläche. Die entgegengesetzte Stellung der Blütenstiele hängt damit zusammen, daß von den beiden annähernd gleich stark entwickelten Vorblättern von L. nymphaeoides, die lateral stehen, das eine nur als Niederblatt entwickelt und nach oben gekehrt, das andere aber nach unten gekehrt und als äußerst kräftiges Laub- und Schwimmblatt ausgebildet ist. Dasselbe drängt die Infloreszenz schon sehr frühzeitig nach oben auf die Seite des Niederblattes, so daß der Anschein einer „cyma petiolo inserta“[1]) erweckt wird. Der Grund liegt also in der ausgesprochenen Dorsoventralität.

Auch die Blüten von L. nymphaeoides führen, wenn die Infloreszenz umgekehrt auf das Wasser gelegt wird, der neuen Orientierung gemäß ihre Bewegungen aus. Dies tun sie auch im Dunkeln und selbst dann, wenn sie in Gläsern kultiviert von oben mit Pappezylindern abgedunkelt und von unten beleuchtet werden, ließ sich keine Veränderung erzielen. Auch vollständiges Versenken zur Ausschaltung eines eventuell denkbaren Hydrotropismus hatte keinen Einfluß. Die Bewegungen dürften danach geotropisch sein. L. Humboldtii, das nie Frucht ansetzte, ließ sich in der postfloralen Nutation auch dadurch nicht beirren, daß die ganzen Blüten zur Blütezeit entfernt wurden.

Die

Butomaceen

seien hier an die Gattung Limnanthemum trotz ihres systematischen Abstandes unmittelbar angeschlossen, weil einer ihrer Vertreter, die prächtige, brasilianische

Hydrocleis nymphoides,

die nicht nur in ihrem Habitus und ihrer Lebensweise, sondern auch in ihrem morphologischen Aufbau Limnanthemum nymphaeoides ungemein ähnlich ist (X, 74), auch in ihren Entfaltungsbewegungen ein völlig analoges Verhalten aufweist, indem die aus der horizontalen Ausgangslage zur Blütezeit aufgerichteten Blütenstiele sich postfloral wieder horizontal auf das Wasser niederlegen. Die völlige Übereinstimmung erspart eine nähere Behandlung.

Eine sehr energische Abwärtskrümmung vollführen auch die Fruchtstiele der Butomacee

Limnocharis flava,

deren Infloreszenzen an langen aufrechten Sprossen hoch über Wasser gehoben werden (IX, 69). Durch das Gewicht der Früchte werden sie später allerdings meist auf das Wasser niedergelegt, wobei die Früchte häufig ins Wasser gelangen. Doch sind sie darauf keineswegs angewiesen, auch an der Luft bilden sie normale Früchte aus, die dann als Ganzes ins Wasser fallen, schwimmend verbreitet werden können (wobei ihnen ihre glatte, kugelige Gestalt zugute kommt), allmählich in ihre Teilfrüchte zerfallen und die schon in der Frucht keimenden Samen entlassen. Die Nutation der Fruchtstiele ist geotropischer Natur, sie erfolgt in jedweder Orientierung nach abwärts.

---

1) Grisebach in DeCandolle Prodromus IX.

Pontederiaceen.

Die Infloreszenzen von Pontederia azurea, Eichhornia crassipes, Heteranthera reniformis und zosteraeformis, aber auch zahlreiche andere, ähnlich vegetierende Vertreter dieser Gattungen krümmen sich postfloral, auch ohne daß Fruchtansatz eintritt, nach abwärts, so daß sie ins Wasser bzw. in den Schlamm versenkt werden (vgl. die Abbildungen in Goebels Entfaltungsbewegungen, p. 148/49). Die Krümmungen sind auch hier, wie durch Orientierungsversuche in horizontaler und vertikalinverser Lage an Eichhornia crassipes nachgewiesen wurde, positiv geotropisch. Schwächer wenigstens an den unbefruchteten Infloreszenzen des botanischen Gartens, aber immerhin sehr deutlich, zeigt dieselbe Nutation auch Pontederia cordata, deren Infloreszenzen hoch über das Wasser erhoben sind und auch durch die Krümmung nicht in dasselbe gelangen können.

In gleicher Weise hat Montesantos (1913, p. 10) die postfloralen Nutationen der

Hydrocharitaceen

Limnobium Boscii und Hydromistria stolonifera für positiv geotropisch befunden. Auch hier erfolgt die Nutation ohne die Befruchtung.

Dasselbe gilt für

Stratiotes aloides,

die sich beim Ausbleiben der Befruchtung, was auch in der Natur wegen des häufigen Fehlens der ♂ Pflanzen ganz gewöhnlich ist, ausgesprochen parthenocarp verhält, ja dann sogar die ausgewachsenen beeren- bis kapselartigen Früchte durch Schleimquellung zur Öffnung bringt und die allerdings tauben Samen entleert. Nach dem Abblühen wird die junge Frucht von dem kurzen, kräftigen, aber doch energisch wachsenden Stiel aus der Spatha heraus nach abwärts gekrümmt (VII, 51a und b). Dies geschieht in der durch die beiden Spathenblätter vorgezeichneten, auch in dem Querschnitt des Infloreszenzstiels sich äußernden Symmetrieebene (VII, 52).

Bei den völlig submersen Hydrocharitaceen, die entweder ihre ♀ Blüten an langen Stielen oder nur ihre Narben durch Streckung des Blütenhalsteiles an die Wasseroberfläche bringen, ist auch in dem postfloralen Verhalten ein Unterschied vorhanden. Den letzteren, bei denen kaum von einem Blütenstiel die Rede sein kann und die Frucht ohnedies ins Wasser versenkt ist, z. B. Elodea, fehlt eine Krümmung. Die ersteren langgestielten zeigen auffällige schraubige Rollungen. Für Vallisneria spiralis und Enhalus acoroides ist dies schon seit langem beschrieben (vgl. Lit. in Goebels Entfaltungsbewegungen), auch für einige afrikanische Bootia-Arten angegeben (Aschersons in Engler-Prantl, Natürl. Pfl.-Fam.). Ich habe es auch bei

Ottelia alismoides

sehr deutlich gefunden (IX, 70). Die kelchartig verwachsene Spatha wird hier von einem langen Stiel bis dicht unter die Wasseroberfläche

gebracht und von der Blüte bleibt auch der Fruchtknoten submers. Durch die Einrollung wird er noch etwas tiefer unter die Wasserobfläche versetzt. Auch hier ist ähnlich wie bei Nymphaea candida die Verlängerung des Stieles bei der Einrollung sehr deutlich. Der Querschnitt des Stieles ist ausgesprochen asymmetrisch, ungleichseitig dreieckig (IX, 70a). Die Spiralrollung ist übrigens bei Ottelia auch an den Blattstielen nicht selten zu finden. Von postfloralen Senkungen des Blütenstieles ähnlich denen von Limnobium, von denen Montesantos (p. 22) spricht, habe ich nichts beobachtet, halte es jedoch für möglich, daß auch solche Rassen existieren.

Potamogetonaceen und Aponogetonaceen.

Die Infloreszenzen, die zur Blütezeit sich negativ geotropisch aufrichten und sich über Wasser erheben, kehren postfloral durchwegs unter dasselbe zurück. Bei vielen Arten, deren Sprosse mehr oder weniger horizontal im Wasser fluten, legen sie sich postfloral wieder gerade auf das Wasser nieder, so z. B. bei Potamogeton natans, lucens, alpinus, coloratus. Daneben finden sich aber auch ausgeprägte, anscheinend positiv geotropische Nutationen, so bei P. crispus, perfoliatus, compressus, ganz besonders auffällig und kräftig bei P. densus, obwohl gerade die Ähren dieser Spezies ohnehin nach dem Abblühen tiefer unter Wasser gelangen (VII, 53).

Auch die häufig gabeligen Ähren der Aponogetonaceen, die zur Blütezeit aufrecht über das Wasser stehen, legen sich beim Abblühen von unten nach oben successive horizontal auf das Wasser nieder, wobei die blühende Region stets in aufrechter Lage bleibt.

Alismataceen.

In dieser Familie ist in erster Linie die, wie der Name sagt, schwimmende Elisma natans zu nennen. Von dem zarten, im Wasser horizontal flutenden Sproß ist auch hier nur die vordere, noch blühende Region aufgerichtet. Der abgeblühte Teil streckt sich horizontal und die einzelnen Fruchtstiele führen außerdem wie einige Potamogeton-Arten eine kräftige positiv geotropische Krümmung aus.

Von den übrigen Alismataceen, deren Infloreszenzen sich hoch über Wasser erheben, zeigen Alisma Plantago, Caldesia parnassifolia und Echinodorus keinerlei Nutationserscheinung. Von Sagittaria verhalten sich die Arten mit kurzgestielten ♀ Blüten ebenso, z. B. Sagittaria sagittaefolia und stenophylla. Dagegen biegen sich die Fruchtstiele von Sagittaria platyphylla, Montevidensis und pugioniformis (?) sehr deutlich nach abwärts, nach dem Verhalten einer horizontal festgebundenen Infloreszenz von S. platyphylla zu schließen, positiv geotropisch. Sagittaria natans, ein submerses Pflänzchen, das nur seine Blüten über Wasser hebt, stimmt in den Krümmungen mit Elisma natans überein. Ganz analog verhalten sich auch die Arten der Gattung

Ranunculus

aus der Sektion Batrachium, z. B. R. fluitans, divaricatus, flaccidus, fucoides, hederaceus, wahrscheinlich auch die übrigen Arten. Sie sind überhaupt in ihrem ganzen Habitus Elisma natans sehr ähnlich. Es sei nur noch angefügt, daß dieses (wohl ebenfalls positiv geotropische) Verhalten der Fruchtstiele auch sonst in der Familie

der Ranunculaceen anzutreffen ist, z. B. bei Ranunculus Ficaria, Anemone ranunculoides und nemorosa, blanda und appenina, Hepatica triloba. Von diesen sind Hepatica und Ficaria sicher, die genannten Anemonen sehr wahrscheinlich myrmekochor, Ficaria hat überdies noch vegetative Fortpflanzung. Anscheinend sind es also nur solche, die auf eine Fernverbreitung durch den Wind verzichten können, da sie durch Wasser- und Ameisenverbreitung Ersatz dafür besitzen.

Von sonstigen Wasserpflanzen verhalten sich z. B. Myriphyllum verticillatum und spicatum ebenso wie Aponogeton oder Elisma, indem sich der untere abgeblühte Teil der Infloreszenz nach oben fortschreitend auf das Wasser niederlegt, wohl auch Aldrovandia vesiculosa. Trapa natans und Callitriche repräsentieren einen Typus, bei dem die ungestielten oder ganz kurzgestielten Blüten, ohne eine Krümmung auszuführen, allein durch das Wachstum des Sprosses in das Wasser versenkt werden, indem dieser nie über den Wasserspiegel tritt. Während noch Trapa natans nur gelegentlich eine schwache Krümmung seines Stieles aufweist, biegen sich die länger gestielten Blüten von Brasenia und die Infloreszenzen von Potamogeton densus, die ebenfalls hierher zu zählen sind, trotzdem noch kräftig abwärts.

Zusammenfassung für die Wasserpflanzen.

Allgemein gilt diesen Tatsachen zufolge für die Wasserpflanzen:

Bei solchen Pflanzen, deren vegetative Organe untergetaucht sind oder auf dem Wasser schwimmen und deren Blüten zum Zwecke der Bestäubung an die Luft gehoben werden, werden diese fast stets sofort nach dem Abblühen wieder unter das Wasser gebracht (mit Ausnahme z. B. von Polygonum amphibium und wahrscheinlich den selten fruchtenden Utricularien und Hottonia palustris). Dazu sind verschiedene Wege möglich:

I. Ohne Bewegungen des Blütenstiels:
   Nur bei fast oder gänzlich ungestielten Blüten, bei denen aber die Frucht ohnedies ins Wasser gelangt, sei es durch das Wachstum der ganzen Pflanze (Callitriche, Trapa) oder dadurch, daß der Fruchtknoten selbst überhaupt submers bleibt (z. B. Elodea).

II. Mit postfloralen Bewegungen des Blütenstieles:
   1. Bei niedergelegten Sprossen unter Zurückkehren der Blüte in die (normale) Ausgangslage: Potamogeton-Arten, Limnanthemum nymphaeoides, Hydrocleis, Aponogeton, Myriophyllum.
   2. Dazu noch ausgesprochene (wohl überall positiv geotropische) Nutationen: Potamogeton-Arten, Sagittaria natans, Elisma natans, Batrachium-Arten, Limnanthemum Humboldtii, submerse Heteranthera-Arten.
   3. Bei aufrechter Lage des Sprosses durch postfloral auftretende Nutationen (von voriger Gruppe schwer zu trennen): Hydromistria, Eichhornia, Nymphaea- und Nuphar-Arten.

4. Spiralrollung des Blütenstiels (mit Übergängen zu Typus I (Ottelia, Bootia): Vallisneria, Enhalus, Bootia, Ottelia, Nymphaea.

Lückenlos schließen sich an diese submersen und schwimmenden Wasserpflanzen zunächst solche an, die auch vegetative Organe über Wasser erheben, die aber noch ihre Früchte unter Wasser bringen (z. B. Nuphar advena, Limnobium, Pontederia) und weiterhin diejenigen, die auch die Früchte über Wasser belassen (Sagittaria, Limnocharis, Pontederia cordata usw. mit Nutationen; Alisma, Caldesia usw. ohne solche).

Man kann das Versenken der Früchte unter die Wasseroberfläche in verschiedener Hinsicht als zweckmäßig betrachten. Sie sind auf diese Weise vor Vertrocknung geschützt, was sie auch tatsächlich bei dem Mangel anderer Schutzmittel großenteils nötig haben, sodann ist das Wasser für die durch Schleimquellung erfolgende Öffnung der Früchte unentbehrlich, auch sind die mechanischen Anforderungen an die meist recht zarten Stiele im Wasser geringer als in der Luft. Für all diese Eigenschaften müssen wir aber doch wohl annehmen, daß sie erst durch den Einfluß des umgebenden Mediums entstanden sind. Denn eine Frucht, die an der Luft vertrocknet, muß eben von Anfang an Einrichtungen besitzen, durch die sie ins Wasser gelangt, das letztere ist das Primäre, anderenfalls muß sie so gebaut sein, daß ihr ein Reifen auch an der Luft möglich ist. Ebenso wird ein Stiel, der seine Frucht nicht tragen kann, unmöglich sein, wohl aber kann ein kräftiger Stiel, wenn er sich ins Wasser begibt (oder überhaupt nickende Lage einnimmt), mechanisches Material entbehren und zarte Beschaffenheit annehmen. Er wird dann ohnedies dieselben Veränderungen erleiden, die auch andere Organe im Wasser durchmachen. Es wurde auch bei der Behandlung der einzelnen Familien, soweit sie auch Luftformen enthalten, darauf hingewiesen, daß sich postflorale Nutationen auch bei Formen finden, die dadurch ihre Früchte nicht unter Wasser bringen (Alismataceen, Butomaceen, Pontederiaceen, Ranunculaceen), für die man aber keinen Grund hat anzunehmen, sie seien aus schwimmenden Wasserpflanzen herzuleiten und hätten diese Eigenschaft von ihnen ererbt.

Diese Pflanzen jedoch, die alle Einrichtungen besitzen, die für die Verbreitung ihrer Samen sorgen (sei es, daß ihre Samen beim Abfallen doch ins Wasser gelangen oder bei Landpflanzen myrmekochor verbreitet werden), weisen auf einen indirekten Einfluß der Lebensweise hin, indem alle Wasserpflanzen durch die für sie viel sicherere Wasserverbreitung auf die für Landpflanzen charakteristischen Verbreiterungseinrichtungen die gewöhnlich aufrechte Lage der Frucht voraussetzen, verzichten

können. In diesem Sinne möchte ich die Nutationen auch der Wasserpflanzen nicht als gezüchtete Anpassungen an das Wasserleben betrachten, sondern ebenso nur als ermöglichte Umbildungen wie die Reduktionserscheinungen etwa bei parasitären Organismen oder die bekannten Beispiele für Organrückbildungen infolge Nichtgebrauchs [1]).

Wie weit verbreitet aber auch bei Landpflanzen postflorale Nutationen sind, haben wir im vorhergehenden gesehen. Verschiedene Umstände sind im Spiele, durch die dieselben auch bei ihnen ermöglicht werden: Endozoische Verbreitung (also speziell bei Beerenfrüchten), Myrmekochorie, Wiederaufrichtung bei der Reife, eine mit der Nutation veränderte Öffnungsweise bei Kapselfrüchten [2]). Eine ganze Reihe anderer Faktoren wären noch denkbar und sind vielleicht auch von Einfluß. Darüber werden aber erst weitere Beobachtungen Aufschluß geben können.

Was zum Schlusse noch die

Schraubenrollungen

bei den Wasserpflanzen anlangt, die nun schon aus fünf Gattungen und zwei Familien von Wasserpflanzen bekannt sind, so erstrecken sich dieselben lediglich auf solche Formen, die ihre Blüten resp. einblütigen Infloreszenzen vom Boden an langen Stielen bis an die Wasseroberfläche schicken, also solche mit besonders starkem Längenwachstum. Während wir aber bei den Schraubenrollungen der Knospen- und Fruchtstiele und der Früchte (Leguminosen) überall sehr deutliche Beziehungen und Übergänge zu den symmetrisch verlaufenden einfachen Nutationen feststellen konnten und demgemäß von diesen über schleifenförmige Überbiegungen zu den uhrfederartigen Einrollungen und weiterhin erst zu den eigentlich asymmetrischen Rollungen gelangten, konnten wir bei den Spiralrollungen der genannten Wasserpflanzen solche Übergänge nicht konstatieren. Hier sprechen alle Anzeichen dafür, daß wir die Brücke schlagen müssen, nicht zu den symmetrischen Krümmungen, sondern zu den Torsionen. Es nehmen ja auch die Schraubenrollungen von Vallisneria ihren Ausgang von einer kräftigen Torsion des Stieles. Das Ergebnis ist in beiden Fällen das gleiche, nämlich eine asymmetrische Spiralrollung, aber sie ist auf entgegengesetztem Wege erreicht. Wenn wir die engen Spiralen von Cyclamen immer weiter auseinanderziehen, kommen wir schließlich zu einem gestreckten, aber gedrehten

---

1) Vgl. dazu Nachtsheims Notiz (Naturwiss. Wochenschr. 1921, Nr. 45) über Augenrückbildung bei Drosophila!

2) Der letztere Faktor wurde einem gesonderten Bericht vorbehalten.

Stiel, wie ihn Vallisneria zur Blütezeit hat, und umgekehrt nähern sich die vollständig eingerollten Stiele von Vallisneria immer mehr den uhrfeder- oder spulenartigen Ausgangsrollungen von Cyclamen.

Eine Spiralrollung, die wie diejenige von Vallisneria von einer Torsion ausgeht, ist mir von Fruchtstielen von Landpflanzen nicht bekannt. Es ist dies aber kausal sehr wohl begreiflich. Vor allem fehlt eben diesen Fruchtstielen das übermäßige Längenwachstum, wie es die genannten Wasserpflanzen haben. Aber ein Spezifikum der Wasserpflanzen überhaupt ist diese Eigenschaft keineswegs, da ja Torsionen auch bei Landpflanzen sehr verbreitet sind, besonders auch bei stark gestreckten Organen (vgl. Goebel 1920, p. 183 ff.). So sind die Blatt- und Sproßrollungen von Juncus effusus f. spiralis denen von Vallisneria gleichzusetzen, außerdem z. B. die durch energisches Längenwachstum ausgezeichneten schlingenden Sprosse und Blätter.

Anhang.

Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung postfloraler Bewegungen.

Bei den meisten teleologischen Deutungen, speziell denjenigen, die sich auf den Schutz der Knospen, Blüten und Früchte beziehen, handelt es sich um die Lage der betreffenden Organe im Raum, speziell die nickende, gewöhnlich positiv geotropische Vertikallage.

Nun gibt es aber zahlreiche Entfaltungsbewegungen, bei denen die Lage dieser Organe gar nicht geändert wird, da für Veränderungen der einen Seite sofort wieder Ausgleichsbewegungen auf der anderen eintreten können (z. B. alle unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels ausgeführten Bewegungen, die postfloralen Bewegungen vieler Geraniaceen, Asclepiadaceen, von Oxalis stricta und corniculata). Für solche Krümmungen könnte, wie Goebel für Erodium cicutarium sagt (1920, p. 139) nur eine Bedeutung in Betracht kommen, die „in der Krümmung als solcher“ liegt, also ein innerer, physiologischer Vorgang. Dieser könnte dann natürlich auch für andere, einfache Krümmungsbewegungen Geltung besitzen.

Die Grundlage für derartige, von mir ausgeführte Versuche, die gleichzeitig mit den anderen Untersuchungen angestellt werden, bildet eine Anschauung über den Reifungsprozeß, die Goebel schon seit langem vertreten und gelegentlich ausgesprochen hat (z. B. 1920, p. 91). Nach ihr beruht der Austrocknungsprozeß, der sich in reifenden Früchten und

Samen abspielt, nicht auf Transpiration, sondern auf Rückwanderung, auf Absaugung des Wassers durch die Pflanze. Gestützt ist diese Auffassung durch verschiedene Beobachtungen, besonders an Saftfrüchten und die Wägungen Guppys (1912, p. 241 ff.) an Beerenfrüchten geben eine volle Bestätigung, obwohl dieser Forscher auf das Problem der Rückwanderung selbst trotzdem nicht gekommen ist.

Es besteht nun die Möglichkeit, daß ein Zusammenhang existiert zwischen dieser Abwanderung des Wassers und den postfloralen Krümmungen, etwa derart, daß an kräftig gekrümmten Stielen die Wasserzufuhr aus dem Sproß abgeschnürt und der Austrocknungsprozeß dadurch beschleunigt würde. Es handelt sich also um Versuche mit vollständig fraglichem Ergebnis, deren eventueller negativer Ausfall nur über die Beziehungen zu den Krümmungen, nicht über das Rückwanderungsproblem selbst entscheidet.

Die Methode war dabei sehr einfach. Die Krümmung mußte auf irgendeine Weise an einer größeren, für einen Durchschnittswert ausreichenden Zahl von Früchten verhindert und diese mit normal belassenen verglichen werden. Ein dadurch verursachter Einfluß könnte sich einmal in der Reifedauer der Früchte, ferner in der Keimfähigkeit der Samen äußern. Es wurde daher womöglich beides beobachtet [1]).

Die Versuche erstreckten sich auf fünf Pflanzen, Tussilago, Stellaria media, Oxalis carnosa, Convolvulus tricolor und Tinantia fugax. Die Verhinderung geschah an den Gelenken von Oxalis und den kleinen Stielen von Stellaria und Tinantia durch Eingipsen, bei Tussilago durch Einbinden der Stengel in der Länge nach gespaltene Röhrchen von Bambushalmen. Bei Convolvulus wurden dazu einseitig gespaltene Stückchen von Getreidehalmen verwandt. Die letztere Methode hat den Vorteil, daß das Wachstum nicht verhindert wird, doch muß der Verband sehr häufig nachkontrolliert werden.

1. Tussilago farfara.

Hier konnte durch die Versuche zugleich entschieden werden, ob die Sprengelsche Vermutung von einer Bevorzugung der Früchte in nickenden Köpfchen durch stärkere Besonnung des Fruchtbodens Berechtigung besitzt.

Es wurden 28 Körbchen behandelt und mit ebenso vielen völlig gleich stark und gleich weit entwickelten normal belassenen verglichen. Nachdem zunächst sechs Paare in einem schattigen kühlen Nordhaus bei einer Reifezeit von 14—19 Tagen ohne wesentliche Differenz beobachtet worden waren, wurden die übrigen in einem

---

1) Ein ähnlicher Verhinderungsversuch, allerdings nicht quantitativ, wurde von Vöchting (188, p. 118) für die präflorale Nutation der Papaverblüten zur Feststellung einer eventuellen Bedeutung mit so gut wie negativem Ergebnis ausgeführt.

sehr warmen, sonnigen Südhaus bei einer Temperatur von ca. 25° kultiviert. Dadurch war die Entwicklungszeit auf 7—11 Tage heruntergesetzt. Für deren Bestimmung wurde der postflorale Verschluß und die Wiederöffnung des Involukrums bei der Reife gewählt.

Die Entwicklungsdauer verteilt sich auf die einzelnen Körbchen wie folgt:

6 Paare in kühler Temperatur			22 Paare in hoher Temperatur		
Entwicklungsdauer in Tagen	bei		Entwicklungsdauer in Tagen	bei	
	Normalen K.	Behandelten K.		Normalen K.	Behandelten K.
14	1	1	7	0	3
15	0	0	8	4	5
16	1	1	9	11	6
17	1	1	10	6	6
18	1	3	11	1	2
19	2	0			
Summe in Tagen	103	101		202	197

Insgesamt resultiert also eine Differenz von 7 Tagen, d. i. im Durchschnitt $^1/_4$ Tag, und zwar im Sinne einer Verkürzung der Reifezeit für die behandelten Körbchen und nicht, wie erwartet wurde, der normalen. Aber auch diese schwache Differenz beruht auf Zufall, wie eine Betrachtung der Differenzen in den einzelnen Vergleichspaaren ergibt. Diese Differenzen betragen bei zwei Paaren 3 Tage, und zwar in dem obigen Sinne. Sie fallen insoferne aus der Reihe, als sich die übrigen Differenzen nach dem Prinzip der Galtonschen Kurve um die Differenzen 0 gruppieren:

Differenz	2 Tage (—)	1 T. (—)	0 T.	1 T. (+)	2 T.	3 T.
bei × Vergleichspaaren	2	4	15	5	2	3

[— und + bedeutet Verkürzung bzw. Verlängerung bei den normalen Körbchen.]

Außerdem wurden die erhaltenen Früchte abgezählt und zur Aussaat gebracht. Sie keimten durchweg sehr rasch und so gut wie vollständig. Bereits am Tage nach der Aussaat hatten z. B. von 788 Früchten aus fünf normalen Körbchen 787 gekeimt, von 742 aus den fünf Vergleichskörbchen 741, also überall 100 %. Die Pflanzen wurden noch beobachtet, bis sie kräftig herangewachsen waren, ein merklicher Unterschied in ihrer Entwicklung war nicht vorhanden.

Auch die Zahl der entwickelten Früchte war bei den behandelten Körbchen nicht heruntergesetzt. Aus 10 behandelten wurden z. B. 1393, aus den 10 Vergleichskörbchen 1336 Früchte geerntet. Wer möchte da noch behaupten, die Nutation sei eine im Kampf ums Dasein erworbene Anpassung!

Bei

2. Oxalis carnosa

wurden die Versuche an vier ziemlich reichlich blühenden Pflanzen im März, April und Mai ausgeführt. Dabei wurde an etwa der Hälfte der Blüten die Krümmung durch Eingipsen des basalen Gelenkes verhindert, und zwar, um den Wechsel der Außenbedingungen völlig auszugleichen, die zur Anthese gelangenden Blüten abwechselnd behandelt und normal belassen. Sie waren auf Selbstbestäubung angewiesen. In dem Prozentsatz der unbefruchtet gebliebenen Blüten war keine merk-

liche Differenz vorhanden. Die Differenz von 41 behandelten Früchten gegen 46 normale rührt davon her, daß bei einigen Früchten der Verband von dem wachsenden Gelenk gesprengt wurde und diese daher unberücksichtigt bleiben mußten. Die an der Gelenkkrümmung verhinderten Fruchtstiele führten später die auf p. 330 geschilderte Krümmung im oberen Teil ihres Stieles aus (V, 26). Sie konnte jedoch gegenüber der viel schärferen Gelenkkrümmung vernachlässigt werden.

Die Entwicklungszeit der Früchte (vom Welken der Krone bis zur Öffnung der Kapsel) betrug zwischen 22 und 30 Tage. Im Gesamtdurchschnitt war die Entwicklungsdauer der behandelten Früchte gegenüber den normalen etwas verkürzt, um etwa $^1/_8$ Tag (26,02 gegenüber 26,35). Diese, wenn auch geringe Differenz beruht nicht auf Zufall, sie ist auch bei den Teilergebnissen der einzelnen Pflanzen mit Ausnahme der neutralen vierten vorhanden.

Da in der ersten Beobachtungszeit bedeutend günstigere Witterungsverhältnisse herrschten als in der späteren, meist regnerischen, kühlen Zeit, wurde auch der Durchschnitt der zeitlich ersten Hälfte mit der zweiten in Vergleich gesetzt. Der Unterschied ist ein ganz auffallender, er beträgt 2 Tage, also das 6fache der durch die Behandlung erzielten Differenz. Auch zwischen den einzelnen Pflanzen sind die Differenzen bedeutend. Die Reifezeit bei Pflanze I, einem älteren gedrungenen Exemplar mit kümmerlich entwickelten Organen ist um 2 Tage verkürzt gegenüber Pflanze II, die eine ausnehmend kräftige Entwicklung in allen Teilen zeigte.

Die geringe Bevorzugung im Versuch dürfte danach auf die stärkere Besonnung zurückzuführen sein, der die an der Krümmung verhinderten Früchte ausgesetzt sind. Auf eine Beobachtung der Keimung mußte verzichtet werden, da die Samen wegen der raschen Ausschleuderung nicht annähernd vollständig gesammelt werden konnten und eine Abnahme vor den letzten energischen Wachstumsvorgängen nicht vorgenommen werden durfte. In der Größe der Kapseln und der Samenzahl war ein merklicher Unterschied nicht zu beobachten.

3. Stellaria media.

Von 75 ursprünglich behandelten Blüten konnten 68 in Rechnung gezogen werden. Die Pflanzen waren in einem kühlen Nordhaus der Selbstbestäubung überlassen.

Unbefruchtet blieben von den 68 behandelten Blüten 17, von den 75 normalen 20.

Ergebnis: Die Entwicklungsdauer (11—15 Tage) verteilt sich folgendermaßen:

Entwicklungszeit von	11	12	13	14	15
	Tagen				
bei normalen Fr.	0	9	21	21	4
bei behandelten Fr.	1	12	18	19	0

Durchschnitt: bei behandelten Fr. 13,1 Tage.
„ normalen „ 13,7 „

An Samen wurden geerntet:
Aus den behandelten Fr. 331, pro Kapsel 6,5;
„ „ normalen „ 401, „ „ 7,3.

Die Entwicklungsdauer erscheint somit wieder etwas verkürzt bei den behandelten Früchten. Der etwas schlechtere Samenansatz dürfte wohl als Folge des Eingipsens, das für die kleinen Organe immerhin einen sehr gewaltsamen Eingriff darstellt, aufzufassen sein.

Zum größten Teil wurden die Samen zur Keimung ausgelegt. Diese blieb 11 Wochen hindurch völlig aus, bis dann, wie mit einem Schlage am 20. Aug. sowohl bei den Samen der normalen als der behandelten Früchte die ersten Keimlinge erschienen, und zwar:

von 226 normalen Samen 16 Keimlinge,
„ 155 behandelten „ 13 „

Leider war die weitere Behandlung wertlos, da infolge starker Verpilzung der Kulturen die Keimlinge bald eingingen und auch die weitere Keimung ausblieb. Immerhin ist die völlig gleichlange Ruheperiode und die gleiche Intensität, mit der die Keimung einsetzte, von Interesse.

4. Convolvulus tricolor.

Da die Versuche mit Convolvulus an Beetpflanzen im Freien angestellt wurden, blieben von 50 ursprünglichen Versuchspaaren nur 25 behandelte und 23 normale Früchte übrig.

Die Reifedauer betrug 24—30 Tage mit folgender Verteilung:

Reifezeit von	24	25	26	27	28	29	30
	Tagen						
bei normalen Fr.	2	11	4	5	0	1	0
bei behandelten Fr.	0	11	8	1	1	2	2

Im Durchschnitt bei normalen Früchten 25,7 Tage,
„ „ „ behandelten „ 26,2 „

Die Reifezeit erscheint somit durch die Behandlung um etwa $^1/_2$ Tag verlängert. Zu viel Wert ist dem jedoch nicht beizulegen, weil es bei der unregelmäßigen Kapselöffnung überhaupt unmöglich ist, die Reifezeit auf einen Tag sicher zu bestimmen.

An Samen wurden geerntet von normalen Früchten 81,
„ behandelten „ 91.

Davon hatten gekeimt:	Nach 5 Tagen,	nach 8 Tagen
81 normale	51	65
91 behandelte	52	52.

Die übrigen Samen keimten nicht.

Die starke Benachteiligung der behandelten Früchte bei der Keimung ihrer Samen (56 % : 80 %) ist um so unerklärlicher als die aus den behandelten Samen stammenden Pflanzen in kurzer Zeit bedeutend kräftiger entwickelt waren. Nach 4 Wochen wurden die noch erhaltenen 65 bzw. 50 Pflänzchen aus der Erde genommen und nach Reinigung in toto abgewögen.

Gewicht der 65 Pflanzen aus normalen Früchten : 28 g,
„ „ 50 „ „ behandelten „ : 35 g.

Der Unterschied ist also ganz bedeutend und dem Ergebnis der Keimung entgegengesetzt.

Bei den bisher behandelten Pflanzen war überall die postflorale Nutation verhindert worden. Abgesehen von den sehr unklaren Ergebnissen von Convolvulus tricolor ist bei keiner eine Benachteiligung durch die Verhinderung der Nutation zu konstatieren gewesen, in der Dauer der Reife sogar überall eine, wenn auch geringe Bevorzugung. Eine Beziehung zu dem Trocknungsprozeß der Frucht scheint danach nicht vorzuliegen.

Gleichzeitig mit diesen negativ verlaufenen Versuchen waren auch die auffälligen Wachstumsvorgänge untersucht worden, die sich bei der Wiederaufrichtung reifer Fruchtstiele, z. B. von Oxalis, Geraniaceen, Viola, Tinantia usw., abspielen. Für diese Vorgänge erschien es viel wahrscheinlicher, als für die gleich nach der Blütezeit erfolgenden Nutationen, daß sie mit dem Reifungsprozeß in Beziehung stehen. Sie fallen auch zeitlich völlig mit der Periode zusammen, in der nach Guppys Wägungen (1912, p. 253) der erste Wasserverlust (in Höhe von 18% für die Kapsel) stattfindet. Bei der vorgeschrittenen Zeit konnte nur noch eine solche Pflanze dem Versuch unterzogen werden, nämlich

5. Tinantia fugax.

Da es sich hier um die Wiederaufrichtung und das damit verbundene Wachstum handelt, wurde eine größere Zahl schon nutierender Fruchtstiele eingegipst und so an der Aufrichtung verhindert. Die erhaltenen Samen wurden gewogen und bei der Keimung beobachtet.

Die Wägungen wurden vorgenommen, nachdem die Samen 4 Wochen an der Luft getrocknet waren.

Die Wägung von 312 Samen aus behandelten Früchten ergab ein Durchschnittsgewicht von 0,005074 g.

Von 354 Samen aus normalen Früchten ein solches von 0,004907 g.

Das Übergewicht der behandelten Objekte in Höhe von 3,4% scheint nicht auf Zufall zu beruhen.

Teilwägungen ergaben nämlich immer ein ganz ähnliches Resultat, z. B. die Hälfte der beiden Gruppen ein Durchschnittsgewicht von 0,005064 bzw. 0,004890 g, d. i. 3,56% Überschuß für die behandelten Samen.

Die geernteten Samen wurden sodann bei der Keimung beobachtet; es hatten gekeimt:

	Nach 8 Tagen,	18 Tagen,	26 Tagen.
Von 290 Samen aus behandelten Fr.	3,8%	12,1%	15,2%
„ 354 „ „ normalen „	3,4%	9,3%	11,6%.

Somit eine auffallende Bevorzugung der behandelten Früchte.

Es ist höchstwahrscheinlich, daß die Gewichtsdifferenzen auf eine Differenz des Wassergehaltes und nicht der Trockensubstanz der Samen zurückzuführen sind, was dann wohl mit den Wachstumserscheinungen im Stiel und in der Kapsel zu dieser Zeit in Verbindung zu bringen

wäre. Genauere Feststellungen müssen späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Schon der Keimungsversuch zeigt aber, daß wir uns auch nach Feststellung solcher Beziehungen immer erst zu überzeugen hätten, ob tatsächlich für die Pflanze damit ein Nutzen verbunden ist.

Das Ergebnis der vorstehenden Untersuchungen stellt eine Bestätigung der von Goebel allgemein für die Entfaltungsbewegungen und weiterhin überhaupt für die Auffassung der Anpassungserscheinungen vertretenen Prinzipien dar[1]).

Die bisher vorliegenden teleologischen Deutungen haben überhaupt nur zum geringsten Teil in den tatsächlichen biologischen Verhältnissen eine Berechtigung gefunden.

In vielen Fällen gelang es statt dessen, kausal lediglich auf die Organisation zurückgehende Verhältnisse aufzudecken, z. B. die teleologisch auswertbare Richtung der Nutation bei den Commelinaceen oder die Wiederaufrichtung der Fruchtstiele bei der Reife.

Sodann kann eine Umkehrung des scheinbaren kausalen Verhältnisses zu viel einfacheren und natürlicheren Erklärungen führen, z. B. bei der Nutation der Cucurbitaceen und ihrem enormen Gewicht, den Entfaltungsbewegungen der Wasserpflanzen und ihrer hydrophilen Organisation.

Auf der anderen Seite fanden wir in der Art der Entfaltung auch unter systematisch ganz ferne liegenden Einheiten teilweise augenfällige Konvergenzen, die auch mit wenigstens annähernd gleichen Lebensbedingungen Hand in Hand gehen (Tinantia-Borago, Limnanthemum nymphaeoides und Hydrocleis, Vallisneria und Nymphaea candida; Batrachium und Elisma, Geraniaceen und Oxalideen, Oxalis acetosella und Viola septentrionalis). In all diesen Fällen liegt aber als Voraussetzung dafür immer eine weitgehende Übereinstimmung in der Organisation vor. Sie können bei ähnlicher Organisation unter ähnlichen Bedingungen entstehen, sind aber ebensowenig die unter den betreffenden Bedingungen einzig möglichen Lebensformen, wie die Stammsukkulenz der Kakteen und der Euphorbien nicht die einzig mögliche Lebensform der Wüste darstellt.

Daneben herrschen aber tatsächlich sehr weitgehende Beziehungen zwischen den postfloralen Nutationen und bestimmten biologischen Faktoren, z. B. dem Leben im Wasser, der Myrmekochorie und überhaupt der Samenverbreitung[2]). Der Vergleich hat aber gelehrt, daß es

1) Vgl. besonders K. Goebel, Organographie, Einleitung, 2. Aufl., Jena 1913 und Derselbe, Pflanzenbiologische Schilderungen, Einleitung, Marburg 1889.

2) Über einen weiteren derartigen Faktor wird gesondert zu berichten sein.

sich dabei ebenfalls nicht um Notwendigkeiten, sondern um Möglichkeiten handelt, Möglichkeiten, die die Organismen in ihrem ungestillten Bildungsdrang ausnützen zu einer erstaunlichen Lebens- und Formenfülle, nicht durch Überleben nur des Passendsten, sondern durch Überleben alles Lebensfähigen.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit vom Juli 1920 bis Oktober 1921 im botanischen Institut der Universität München ausgeführt unter Leitung von Geheimrat K. v. Goebel. Die Beobachtungen konnten größtenteils an dem reichen Material des botanischen Gartens angestellt werden, teilweise entstammen sie auch zahlreichen Wanderungen in der freien Natur, besonders in Südbayern.

Ich möchte es auch an dieser Stelle nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat v. Goebel, aus dessen Lebenswerk heraus die vorliegende Arbeit entsprungen ist, sowohl für seine auf allen Gebieten der botanischen Wissenschaft aus reichster Erfahrung schöpfenden Anregungen bei der Ausführung der Untersuchungen, als auch für seine ständige eifrige Anteilnahme an deren Fortgang den geschuldeten Dank auszusprechen.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Bannert, O., Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele. Beitr. z. Allgem. Bot. I, 1918.
2) Clarke, Beiträge zur Morphologie der Commelinaceen. Flora 1904.
3) Darwin Ch., The power of movement in Plants. Übersetzt von Carus. Stuttgart 1881.
4) Delpino, Eterocarpia ed eteromericarpia nelle Angiosperme. Memoria del R. Accad. di Bologna 1894.
5) Eichler, Blütendiagramme I u. II. Leipzig 1875.
6) Fiori e Paoletti, Flora d'Italia.
7) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wissensch. Bot. XLI, 1905, p. 233 ff.
8) Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und ihre teleologische Deutung. Jena 1920.
Ders., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorie. Biol. Ztrbl. 1904.
Ders., Über die Symmetrieverhältnisse in Blüten. Wiesnerfestschrift 1907.
9) Guppy, H. B., Studies in Seeds and Fruits. An Investigation with the Balance. London 1912.
10) Hallermeier, M., Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung? Flora 1922.
11) Hansgirg, A., Von seinen zahlreichen Veröffentlichungen vor allem: Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893.
12) Hildebrand, F., Die Lebensverhältnisse der Oxalis-Arten. Jena 1884.
Ders., Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
13) Jacquin, Monographie der Gattung Oxalis. Wien 1794.
14) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben I u. II. Leipzig u. Wien 1891.
15) Kohlbrugge, Historisch-kritische Studien über Goethe als Naturforscher. Würzburg 1913.

16) Lehmann, J. G., Monographia generis Primularum. Lipsiae 1818.
17) Lindman, C. A. M., Om Postflorationen och dess Betydelse såsom skyddsmedel för fruktanlage. Kongl. Svenska Vetenskaps-Acad. Handlingar, Bandet XXI, Nr. 4. Stockholm 1884.
18) Linné, K., Systema vegetabilium, 7 Bde. Herausgegeben v. Römer u. Schultes, Stuttgart 1817—30.
19) Michalet, M. E., Sur la floraison de la Sektion Nominium, de l'Oxalis acetosella et du Linaria spuria. Bull. de la Société botan. de France, VII, 1860.
20) Möbius, Über die Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten. Stahlfestschrift Flora 1918 (111/112).
21) Montesantos, Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Hydrocharitaceen. Flora 105 (1913).
22) Öhlkers, F., Zur reizphysiologischen Analyse der postfloralen Krümmungen des Blütenstiels von Tropaeolum majus. Ber. d. Deutschen bot. Ges., Bd. XXXVIII (1921), p. 79 u. Bd. XXXIX (1921), p. 20.
23) Parlatore, F., Flora Italiana, Firenza 1852.
24) Rouy, Flore de France.
25) Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika.
26) Schröder, Fragen und Untersuchungen aus dem Gebiete der experimentellen Morphologie. Mitt. des Verbandes techn.-wissenschaftl. Vereine Schleswig-Holsteins, 8. Jhrg., Heft 3. Kiel 1921.
27) Schulz, Helene, Über Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte, nach Untersuchungen insbesondere an Papaver. Jhrb. f. wissensch. Bot., LX, 1921.
28) Sernander, R., Den Skandinaviska vegetationens Spridningsbiologie. Berlin-Upsala 1901.
Ders., Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren, Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar, Bd. XLI, Heft 7. Stockholm 1906.
29) Sprengel, K. Chr., Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.
30) Theune, Er, Beitr. zur Biologie einiger geokarper Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., XIII, 1917, p. 285.
31) Vaucher, Histoire physiologique des Plantes d'Europe. Paris 1841.
32) Vöchting, H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1880.
33) Wittrock, V. Br., Viola studier. Acta horti Bergiani, Bd. II, 1, 1897, Bd. II, 7, 1895.
34) Wydler, Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. Flora 1851.

Verzeichnis der Tafelfiguren.

Tafel IV.

1 Commelina benghalensis. Infloreszenz mit Hochblatthülle. *fr* Frucht der solitären Endblüte.
2 Commelina coelestis. Infloreszenz; die vordere Hüllblatthälfte entfernt. × geißelartiges Rudiment der Endblüte.
3 Rhoeo discolor. Infloreszenz, durch Entfernung der vorderen Hüllblatthälften sichtbar gemacht. Vgl. VII, 49!
4 Zebrina pendula. Einzelne Frucht mit Stiel; *K* Kelch; *Kr* Krone verwelkt.
5 Dasselbe. Junge Infloreszenz isoliert.
6 Dasselbe. Junge Infloreszenz mit Vegetationspunkt und vier Blütenanlagen.
7 Tradescantia lackenensis. Junge Infloreszenz mit drei Blütenanlagen. Vegetationspunkt fehlt bei ×.
8 Rhoeo discolor. Junge Infloreszenz.
9 Tradescantia lackenensis. Junge Infloreszenz.
10 Tradescantia navicularis. Einseitige Nutation der Fruchtstiele.

11 Dasselbe. Infloreszenz von oben. Anisophyllie!
12 Tinantia fugax. Infloreszenz von der Seite.
13 Dasselbe. Infloreszenz vom Rücken gesehen.
14 Dasselbe. Junge Infloreszenz; K_1, K_2, K_3 vgl. Text p. 301! Vgl. Fig. 8 u. 9.

Tafel V.

15 Tradescantia lackenensis } Schema der Infloreszenz.
16 Commelina coelestis }
17 Commelina coelestis. Querschnitt durch den Blütenstiel. *st* Statolithenstärke; *i* Interzellularen.
18 Palisota Pynaertii. Blütenstielquerschnitt.
19 Tradescantia geniculata. Teilinfloreszenz; *a* bei beginnender, *b* nach vollendeter Entfaltung.
20 Allium neapolitanum. Stengelquerschnitt.
21 Allium insubricum. Stengelquerschnitt.
22 Dasselbe. Infloreszenz zur Blütezeit.
23 Dasselbe. Inflorezsenz, die zu Beginn der Blütezeit aufrecht festgebunden worden war; Hülle entfernt.
24 Oxalis carnosa. Infloreszenz mit drei Blüten in Postfloration und einer in Anthese.
25 Dasselbe. Diagramm der Infloreszenz.
26 Dasselbe. Infloreszenz (in Postfloration), deren Blütenstiele sich wegen künstlicher Verhinderung der Gelenkkrümmung im oberen Teil gebogen haben.
27 Solanum Balbisii. Infloreszenz.
28 Schema einer sympodial-winkelig aufgebauten Solanacee in idealer 90°-Stellung der Blüten (Text p. 346).
29 Schema des Aufbaues von Physalis alkekengi. Die Pfeile deuten die Richtung der Blütensymmetrie an.

Tafel VI.

30 Cochliostema odoratissimum. Teilinfloreszenz.
31 Palisota Pynaertii. Die in der Figur rechte Seite der Teilinfloreszenz ist in Wirklichkeit nach unten gekehrt.
32 Bulbine longiscapa. Stadien der Entfaltung.
33 Oxalis carnosa. Wiederaufrichtung eines Fruchtstiels mit zugehöriger Wachstumsverteilung (nach Tab. p. 331).
34 Oxalis articulata. Junge Infloreszenz.
35 Oxalis stricta. Infloreszenz in Postfloration.
36 Oxalis corniculata. Infloreszenz mit zwei noch nutierenden und einem aufgerichteten Fruchtstiel.
37 Linum austriacum. Nutation der jungen Infloreszenz und der Fruchtstiele.
38 Claytonia sibirica. Infloreszenz mit allen Entfaltungsstadien der Blütenstiele.
39 Borago officinalis. Infloreszenz.
40 Solanum aureum. Infloreszenz fruchtend.

Tafel VII.

41 Allium pulchellum. Infloreszens zu Beginn der Blütezeit.
42 Oxalis acetosella. *a* chasmogam erzeugte Frucht in voller Nutation, *b* aus einer Übergangsblüte hervorgegangene Frucht, *c* reife Frucht einer chasmogamen Blüte (zur Vereinfachung an dieselbe Pflanze gezeichnet).
43 Viola canadensis. Postflorale Nutation bei verschieden starker Krümmung des basalen Gelenkes.
44 Dasselbe. Reife Frucht.
45 Querschnitte durch verschiedene Regionen des Stiels der reifen Frucht. *a* durch den mittleren, nicht mehr wachsenden Teil, *b* durch die apikale Wachstumszone, *c* das basale Gelenk. Im gleichen Maßstab. *st* Statolithenstärke, *sk* Sklerenchymring, *mh* Markhöhle.
46 Asclepias cornuti. Infloreszenz mit in inverser Lage entfalteter Frucht.
47 Coronilla varia. Infloreszenz fruchtend.
48 Dasselbe. Infloreszenz, postfloral in inverser Lage festgebunden, mit bogiger Aufrichtung der Hülsen.

49 Rhoeo discolor. Einzelne Frucht mit Stiel.
50 Nuphar advena. *a* Blütenstiel zur Zeit der Anthese, *b* postfloral.
51 Stratiotes aloides. Infloreszenz mit Frucht (*a* u. *b* von 2 Seiten gesehen).
52 Dasselbe. Querschnitt durch den Infloreszenzstiel.
53 Potamogeton densus. Sproßstück mit fruchtender Ähre.

Tafel VIII.

54 Cyclamen europaeum. *a* Frucht mit uhrfederartiger (symmetrischer) Einrollung des Stieles, *b* Frucht mit spulenartiger Stielrollung, *c* Frucht mit Stielrollung in Form einer „spirale conique“ (p. 359).
55 Ecballium elaterium. *a* Lage der Frucht nach der Nutation, *b* nach der teilweisen Aufrichtung bei der Reife.
56 Convolvulus tricolor. Stadien der postfloralen Entfaltung des Blütenstiels.
57 Oxalis acetosella. Sproß mit zwei kleistogamen Blüten und einer jungen Frucht.
58 Oxalis carnosa. Junge Infloreszenz.
59 Scorpiurus vermicularis. Hülse.
60 Scorpiurus subvillosus. Infloreszenz mit zwei ausgewachsenen Hülsen.
61 Coronilla scorpioides. Normal entfalteter Fruchtstand.
62 Musa Cavendishii. Teilinfloreszenz fruchtend.
63 Drosera rotundifolia. Junge Infloreszenz mit spiraliger Einrollung des Stieles.

Tafel IX.

64 Spergula arvensis. Infloreszenz mit Knospen und Früchten.
65 Sagina procumbens. *a* Postflorale Nutation, *b* Wiederaufrichtung bei der Reife der Frucht.
66 Dasselbe. Querschnitt durch den unteren Teil.
67 Durch die apikale Wachstumszone des Fruchtstiels bei der Reife. *sk* Sklerenchymring. Punktierung deutet die Verteilung des Chlorophylls an. 66 und 67 im gleichen Maßstab.
68 Astragalus glycyphyllus. Fruchtstand.
69 Limnocharis flava. Nutation der Fruchtstiele an einem niederliegenden Sproß.
70 Ottelia alismoides. Postfloral schraubig gerollter Infloreszenzstiel. *a* Querschnitt durch denselben.
71 Stellaria Holosteum. Postflorale Nutation der Blütenstiele.

Tafel X.

72 Brasenia purpurea. Sproß mit drei Blüten in Postfloration.
73 Die Entfaltungstadien von Allium senescens *(a)*, neapolitanum *(b)*, narcissiflorum *(c)* und insubricum *(d)* in Vergleich gesetzt.
74 Hydrocleis nymphoides, Infloreszenz.
75 Solanum aureum, Fruchtstand von oben gesehen.
76 Zebrina pendula. Infloreszenz. Hülle vorne entfernt.
77 Oxalis acetosella. Wiederaufrichtung eines Fruchtstiels. Schwarz die Wachstumszonen.
78 Tinantia fugax. In horizontaler Lage entfaltete Infloreszenz.
79 Tradescantia navicularis. Eine Infloreszenz *a* von der Plus-, *b* von der Minusseite gesehen.
80 Commelina benghalensis. Postflorale Nutation in horizontaler Zwangslage der Infloreszenz.
81 Baptisia australis. Fruchtstand.
82 Präflorale Entfaltungsstadien von Oxalis articulata.
83 Limnanthemum nymphaeoides. Infloreszenz.

Die römischen und arabischen Nummern in Klammern beziehen sich auf die Tafeln bzw. Tafelfiguren.

Untersuchungen über die Sterilität von Cardamine bulbifera (L.) Crantz

unter der Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art.

Von **Fritz Schwarzenbach**, Meilen (Zürich).

Mit 22 Abbildungen im Text und den Tafeln XI—XIII.

Einleitung.

Im Winter 1917—18 veranlaßte mich Herr Prof. Dr. A. Ernst die vorliegende Untersuchung über die Sterilität von Cardamine bulbifera auf Grund der Annahme eines hybriden Ursprunges dieser Art zu beginnen. In seinem Buche: „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich", das im Sommer 1918 erschien, befaßt er sich im 13. Kapitel mit der Möglichkeit einer hybriden Entstehung von „Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation". Zu dieser Gruppe stellt er auch Cardamine bulbifera und erörtert die Gründe, die ihm für eine solche Annahme zu sprechen scheinen (Ernst 1918, p. 490—500). In den Jahren 1915—17 hatte er sich auch schon eine Anzahl Versuchspflanzen der vier Arten Cardamine bulbifera, pentaphylla, polyphylla und pinnata verschafft und einige Vorversuche über die Fruchtbildung bei Cardamine pentaphylla ausgeführt. Ihre Resultate, sowie die Vorschläge zu eingehenderer Prüfung des mit der Sterilität verbundenen Fragenkomplexes finden sich im 13. Kapitel (l. c. p. 490—500) seines Buches.

Im Laufe meiner eigenen, sich an jene Vorversuche anschließenden Untersuchungen tauchten allerlei Schwierigkeiten auf, besonders die zytologische Untersuchung erwies sich als sehr zeitraubend, so daß die Arbeit erst jetzt soweit ist, daß ein erster Teil davon veröffentlicht werden kann. Da frühestens 1922 blühende Sprosse aus den Samen der Kreuzungsversuche von 1918 zu erwarten sind, kann die Untersuchung natürlich nicht als abgeschlossenes Ganzes betrachtet werden. Einige der Resultate erscheinen mir aber wichtig genug, um schon jetzt bekannt gegeben zu werden.

Ich möchte an dieser Stelle noch allen denjenigen danken, die mir für diese Untersuchung ihre Hilfe zukommen ließen, vor allem Herrn Prof. Dr. A. Ernst für seine Anregungen, sowie für seine mannigfache Unterstützung bei der Beschaffung des Materials und der Literatur.

Frühere Beobachtungen über die Sterilität von Cardamine bulbifera und bisherige Annahmen über deren Ursache.

Schon in der älteren Literatur finden sich mehrfach Angaben über teilweise oder vollständige Sterilität von Cardamine bulbifera[1]). Ein Teil der Autoren begnügt sich dabei mit der bloßen Angabe einer verminderten Fertilität, andere suchen zugleich Gründe für diese Erscheinung. Im folgenden zitiere ich die wichtigsten dieser Angaben.

Linné (1737, p. 335): „. . . ex alis enim foliorum floralium bulbi solitarii excrescunt ut in Lilii sp. 2—da, hinc abortit communiter (in haec ut in illa) fructus, cujus vices supplent bulbi." De Candolle (1821, II, p. 279): „Flores aut saltem siliquae ob bulbillorum evolutionem saepe abortiunt." Reichenbach (1837/38, Bd. XXXXI, p. 71): „Blüten 3—12, nicht selten ganz verkümmernd. Schötchen selten reifend, durch die zweite Vermehrungsweise ersetzt." In der neueren Literatur finden sich weitere solche Beobachtungen. Parlatore (1890, IX, p. 845): „. . . fruttifica di rado." Calestani (1908, p. 380): „Non ho potuto esaminare frutti maturi di Dentaria bulbifera che si riproduce sempre agamicamente." Ein Teil der Autoren beschäftigt sich dabei eingehender mit den Ursachen der verminderten Fertilität. So Hildebrand (1881, p. 23): „Die hier allein vorhandenen oberen Antheren liegen mit ihren Rissen beim Aufspringen dem Blütenzentrum zugekehrt[2]), so daß auch

---

1) In der Nomenklatur halte ich mich an Schinz und Keller (1909, Flora der Schweiz, I. Teil, 3. Aufl., p. 242). Die Argumente, die Schulz (1903, p. 299) in seiner Monographie der Gattung Cardamine für die Vereinigung der Gattungen Dentaria und Cardamine zu einer Gattung Cardamine vorbringt, scheinen mir noch heute stichhaltig zu sein. Ich weise immerhin darauf hin, daß Hegi (1919) in seiner Flora von Mitteleuropa doch Dentaria noch als besondere Gattung behandelt.

2) Das Fehlschlagen der beiden kürzeren Staubgefäße bei den Exemplaren von Cardamine bulbifera, die Hildebrand untersuchte, ist eine rein zufällige Erscheinung, im allgemeinen sind alle sechs Staubgefäße normal ausgebildet. Schon Kirchner (1900, p. 368) bemerkt unter Hinweis auf Hildebrand, daß er keine Blüten mit fehlgeschlagenen äußeren Staubblättern fand. Weiteres über Mißbildungen s. p. 402.

die Sichselbstbestäubung angebahnt ist; wenn dennoch bei möglicher Sichselbstbestäubung und den Mitteln zur Anlockung der die Fremdbestäubung vollziehenden Insekten hier so selten sich Früchte ausbilden, so hat dies darin seinen Grund, daß den jungen Früchten die Kraft durch die in den Blattachseln sich bildenden Bulbillen entzogen wird". Dann vor allem Kerner (1891, II, p. 455): „Der Pollen gelangt bei ihr (Dentaria bulbifera) nur durch Mithilfe der Insekten auf die Narbe, und nur dann, wenn diese Tiere die Blüten besuchen, kommt es zur Bildung von Früchten. Sie wächst teils in jungen Buchengehölzen und in der Nähe des sonnigen Waldrandes, wo sich Insekten mit Vorliebe herumtreiben, aber auch noch im Hochwalde, der sich im Laufe der Zeit aus den jungen Gehölzen herausgebildet hat, und in dessen tiefschattigem, blütenarmem Grunde die Bienen, Hummeln, Fliegen und Falter nur selten Einkehr halten. Im Jungwald und unfern vom Saume des Gehölzes entwickeln sich aus den von Fliegen und Bienen besuchten Blüten allenthalben Schotenfrüchte; in der einsamen Tiefe des Hochwaldes dagegen blühen und verblühen die meisten Doldentrauben, ohne von Insekten besucht worden zu sein. Die Mehrzahl der Fruchtanlagen verkümmert dort, welkt, fällt ab, und nur selten kommt eine oder die andere samentragende Schote zur Ausbildung. In dem Maße aber, als die Fruchtbildung beschränkt ist, erscheint die Bildung von Ablegern gefördert; in den Blattachseln wachsen große zwiebelförmige Knospen heran, welche sich, sobald der Hochsommer kommt, von der vergilbenden Pflanze ablösen, von dem im Winde schwankenden Stengel weggeschleudert werden, auf den feuchten Boden des Laubwaldes gelangt, alsbald anwurzeln und zu unterirdisch kriechenden Rhizomen heranwachsen. An den schattigsten Stellen des Waldes trifft man auch Stöcke, welche selbst an der Spitze des Stengels keine Blüten entwickeln und daher nur auf die Vermehrung durch Ableger angewiesen sind." Auf diese Ausführungen stützt sich auch Kirchner (1900, p. 368): „Spontane Selbstbestäubung ist bei der Lage der oberen Antheren über der Narbe jedenfalls nicht ausgeschlossen, scheint aber bei der bekannten Unfruchtbarkeit der Pflanze an solchen Orten, wo den Blüten kein Insektenbesuch zuteil wird (hierüber näheres bei Kerner, Pflanzenleben, 2. Aufl.), unwirksam zu sein. Ich fand an sonnigen Waldstellen die Blüten von zwei Pollen fressenden Fliegenarten und von Käfern (Meligethes und 1 Cerambycide) besucht; auch waren an einigen Exemplaren junge Früchte angesetzt"[1]). Schulz (1903,

1) Auf Kerner berufen sich auch Klein (1901, p. 426) und Günthart (1917, p. 105). Auch Knuth (1896, p. 92) glaubt, daß mangelnder Insekten-

p. 365) schreibt: „Infolge der bekannten vegetativen Vermehrung der Pflanze durch Bulbillen werden reife Schoten sehr selten beobachtet." Er kennt erst fünf Standorte, wo C. bulbifera Früchte bringt, nämlich: 1. Auf Rügen bei Stubbenkammer, 2. auf der benachbarten Insel Moen, 3. am Ukleisee bei Lübeck, 4. an der Donaumündung bei Babadagh, 5. an der Sèvre bei La Mothé-St. Heraye. Er vermutet ferner, nach den Angaben Baxters, daß auch in England schon reife Früchte gefunden wurden. Er vermutet daher einen gewissen Zusammenhang zwischen Fruchtbildung und Meeresnähe (p. 365): „Aus den angeführten Standorten ergibt sich die überraschende Tatsache, daß C. bulbifera nur in der Nähe des Meeres fruktifiziert. An den Fruchtexemplaren werden übrigens die Bulbillen nur in geringer Anzahl oder gar nicht ausgebildet." Schmid (1919, IV, p. 326) weist in seiner Besprechung der Sterilität von C. bulbifera auf die Feststellung von Schulz hin, daß alle Standorte, wo diese Pflanze Früchte ausbildet, in der Nähe des Meeres liegen, ohne aber weitere Vermutungen zu äußern. Die neueste Annahme ist nun diejenige von Ernst (1918), welcher vermutet, daß die Schwächung der Fertilität von C. bulbifera durch hybriden Ursprung dieser Art verursacht wurde (p. 498): „So würde also C. bulbifera mit ihrer ebenfalls zwischen den Typen von C. pentaphylla und C. polyphylla variierenden Blattgestalt, ihrer Blütenfärbung und ihrer Sterilität sich diesen Bastarden anreihen und sich sehr wohl als ein durch vegetative Propagation ausgezeichneter steriler und daher konstanter Bastard auffassen lassen. Ob das unterscheidende Merkmal der Bulbillenbildung dabei unmittelbar als neue Eigenschaft in der F_1-Bastard-Generation oder erst später etwa durch Mutation einer vorher sterilen Bastardform aufgetreten ist, muß vorderhand dahingestellt bleiben."

Zusammenfassung. Wenn wir die bisherigen Annahmen über die Ursachen der verminderten Fertilität von Cardamine bulbifera überblicken, erkennen wir vier Gruppen: 1. Die älteren Autoren, Linné, De Candolle, Hildebrand, nehmen einfach an, daß infolge des Auftretens der Bulbillen als Korrelationserscheinung eine Schwächung der Fertilität stattfinde, über die Ursache des Auftretens der Bulbillen äußern sie sich nicht. 2. Ein Teil der neueren Autoren, vor allem

---

besuch die Ursache der verminderten Fertilität sei. „. . . nur an sonnigen Stellen, wo Insektenbesuch eintritt, erfolgt Fruchtansatz, im Waldesschatten ist die Pflanze fast immer steril. . . . Trotz häufiger Überwachung habe ich in den Wäldern bei Kiel und Flensburg niemals Insektenbesuch wahrgenommen, so wie äußerst selten Fruchtansatz."

Kerner und Knuth, glauben die Ursache für die mangelnde Fruchtbarkeit im Ausbleiben der Bestäubung wegen Nichtbesuch durch Insekten gefunden zu haben. Sie nehmen also an, daß die Fertilität der Art durch die Bulbillenbildung nicht wesentlich beeinflußt werde. 3. Aus der Vergleichung der Standorte, von welchen ihm Fruchtbildung bekannt war, vermutet Schulz einen gewissen Zusammenhang zwischen der Verminderung der Fertilität von C. bulbifera und der Meeresnähe, wobei er zugleich eine Korrelation zwischen Bulbillenbildung und Unterdrückung der Fruchtbildung feststellt. 4. Ernst nimmt an, daß C. bulbifera eine derjenigen Pflanzen sei, deren Sterilität durch hybride Entstehung verursacht wurde, und die sich durch vegetative Propagation erhalten konnten.

Es ist nun Aufgabe der vorliegenden Untersuchung, zu prüfen, wie weit sich die Frage nach der Ursache der verminderten Fertilität von C. bulbifera erklären läßt auf Grund der Arbeitshypothese von Ernst über die Möglichkeit eines hybriden Ursprungs von Arten mit rein vegetativer Propagation.

I. Untersuchung nach morphologischen, ökologischen und geographischen Gesichtspunkten.

I. Lebensweise und Habitus der europäischen Arten der Sektion Dentaria.

In Europa (inklusive Kaukasus) sind 10 Arten der Sektion Dentaria heimisch, nämlich: 1. C. microphylla (Wild.) O. E. Schulz, 2. C. bipinnata (C. A. Meyer) O. E. Schulz, 3. C. savensis O. E. Schulz, 4. C. quinquefolia (M. B.) Schmalhausen, 5. C. bulbifera (L.) Crantz, 6. C. polyphylla (W. K.) O. E. Schulz, 7. C. pinnata (Lam.) R. Brown, 8. C. pentaphylla R. Brown, 9. C. enneaphylla (L.) Crantz, 10. C. glandulosa (W. K.) Schmalhausen. Die meisten sind Frühlingspflanzen der Laub und Mischwälder[1]). Sie blühen in den Monaten April bis Mai, reifen während des Mai und Juni ihre Früchte und im Spätsommer sind an den meisten Standorten alle oberirdischen Organe verschwunden. Für die folgende Untersuchung halte ich mich vor allem an die vier in der Schweiz vorkommenden Arten: C. bul-

---

1) Eine Ausnahme bilden nur die beiden seltenen kaukasischen Arten C. microphylla und C. bipinnata, die sich nach Schulz (1903) in der alpinen Region in Alpwiesen finden.

bifera, C. pentaphylla, C. polyphylla und C. pinnata[1]). Die Standortsbedingungen dieser vier Arten sind nicht wesentlich verschieden, an manchen Stellen finden wir zwei oder drei Arten beieinander. Im ganzen bevorzugt C. pol. die schattigen Hänge und Schluchten der Voralpen, während C. pent. sich eher in Waldlichtungen, gelegentlich auch in Wiesen ansiedelt. C. pin. findet sich in Buchen- und Kastanienwäldern, diese Art ist etwas weniger an Feuchtigkeit gebunden als C. pol. An ähnlichen Standorten wie C. pin. findet sich auch C. bulb. Alle Arten überwintern vermittelst des unterirdischen Rhizoms, das bei den einen Arten fadenförmig dünn ist (C. glandulosa, microphylla, bipinnata), bei anderen etwas dicker (C. bulb., savensis, enneaphylla, quinquefolia, polyphylla, pentaphylla), bei C. pin. erreicht es eine Dicke von 1 cm. Die Rhizome sind mit fleischigen Schuppenblättern besetzt, daher der Name Dentaria. Die Schuppenblätter sind in einer $^3/_8$-Spirale angeordnet. Ihr Abstand ist bei den einzelnen Individuen stark verschieden, immerhin ist er bei den Arten mit dickerem Rhizom geringer als bei den Arten mit fadenförmigem Rhizom. Bei allen Arten finden sich an der Spitze der Schuppenblätter 1—5 (meist 3) Zähnchen, die der Fiederung der Laubblätter entsprechen. Das Rhizom bewirkt nicht nur die Erhaltung des Individuums, sondern dient zugleich zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung und zur langsamen Ausbreitung der Art. In jeder Vegetationsperiode wächst das Rhizom einige Zentimeter vorwärts und bildet dann in den Achseln der vordersten Schuppenblätter 1—5 neue Rhizomknospen, von denen eine, seltener zwei sich im nächsten Jahre weiter entwickeln. Die übrigen gehen nach und nach zu Grunde, oder entwickeln sich gelegentlich noch in späteren Jahren zu Rhizomen. An der Spitze der Rhizomsprosse bildet sich ja nach den Ernährungsbedingungen des vorhergehenden Frühlings entweder ein terminaler Blütensproß (unter günstigen Verhältnissen), oder es entwickeln sich an Stelle der vordersten Schuppenblätter 1—2 grundständige Laubblätter, ohne daß ein Blütensproß gebildet wird. So finden sich an lichtarmen Standorten (dichter Tannenwald) oder an der Höhengrenze der Art[2]) oft nur vereinzelte oder gar

1) Da diese vier Arten im Laufe der Untersuchung immer wieder erwähnt werden, werde ich dafür folgende Abkürzungen verwenden: C. bulbifera = C. bulb. C. polyphylla = C. pol. C. pentaphylla = C. pent. C. pinnata = C. pin. Die Kenntnis der meisten Standorte verdanke ich den Angaben von Herrn Prof. Ernst.

2) Die Höhengrenze von C. bulb. fand ich bei Buchs in ca. 1250 m Höhe auf der Alp Valspus, für C. pol. am selben Ort in 1200 m Höhe, oberhalb Berschis bei Flums auf 1450 m Höhe.

keine Blütensprosse, daneben aber eine große Anzahl Pflanzen, die nur grundständige Laubblätter ausbilden. Diese Erscheinung beobachtete ich vor allem bei C. bulb. und C. pol. Die gleiche Beobachtung machte auch Schmid bei C. bulb. (1919, IV, p. 326). „Selbst den reinen Nadelwald vermag sie zu besiedeln; doch kann es hier im dauernden Schatten zur Unterdrückung jeglicher Blütenbildung kommen. So vegetiert sie in dieser Weise im Fichtenwald des Böhmerwaldes, in den Tannen-Fichtenmischwäldern von Mittelmähren, sowie im Fichten-Tannenwald von Illyrien." Kägis Beobachtungen gehen noch weiter (1913, p. 10): „An zu schattigen Stellen freilich vermögen sie (C. bulb.) nicht mehr zur Blüte zu gelangen, sie treiben alsdann nur noch Blätter. Wird eine Lokalität aber vollständig vom jungen, geschlossenen Tannenwald überschattet und ist es den Wurzelstöcken nicht mehr möglich, aus Mangel an Licht, grüne Blätter zu erzeugen, so vegetieren dieselben immerhin im Boden noch jahrelang weiter, um bei passender Gelegenheit (allfällig entstehende Lücken) wieder neu zu treiben."

Die Blätter sind entweder mehr oder weniger quirlständig am Stengel angeordnet, meist sind es deren drei (bei C. enneaphylla, glandulosa), oder aber sie stehen zu dritt oder mehr spiralig am Stengel (bei den übrigen Arten). Ein wesentlicher Unterschied zwischen der quirligen und der spiraligen Anordnung besteht nicht, bei beiden Formen finden sich Übergänge. Die Blätter selbst sind entweder gefiedert (C. pin., pol., Fig. 1, qinquefolia, bipinnata, microphilla), gefingert fünfzählig (C. pent., Fig. 1), oder dreizählig (C. ennaphylla, savensis, glandulosa). Bei den dreiteiligen Blättern finden sich gelegentlich zwei weitere, so daß dann ein gefiedertes oder gefingertes Blatt entsteht (C. glandulosa und C. savensis). C. bulb. nimmt in bezug auf die Beblätterung eine besondere Stellung ein. Es finden sich hier meist drei (gelegentlich vier bis sechs oder nur zwei) untere Stengelblätter, die in ihrer Gliederung und Anordnung den Stengelblättern von C. pol. und C. pin. entsprechen. Sie können entweder fast quirlig angeordnet sein, oder aber eine regelmäßige spiralige Folge aufweisen. Oft sind auch zwei fast gegenständig und das dritte ist weiter entfernt. Oberhalb dieser unteren Stengelblätter finden sich bei C. bulb. kleinere, obere Stengelblätter (Fig. 2), die oft durch Übergänge mit den unteren verbunden sind. Die obersten dieser Blätter sind einfach, nur kurz gestielt, nach unten folgen 2—3teilige, gelegentlich auch solche mit fünf Fiederblättchen. Bei solchen Pflanzen ist es schwer zu entscheiden, ob diese Blätter zu den unteren oder oberen Stengelblättern zu zählen sind. Im allgemeinen aber fällt dieser Unter-

schied in der Blattform und Anordnung sofort auf. Meist sind 8—10 solcher oberen Blätter. Ich trete an dieser Stelle so eingehend auf die Beblätterung von C. bulb. ein, weil ich im Laufe der Untersuchung noch mehrmals auf diese oberen Stengelblätter zu sprechen komme.

Fig. 1 (= Fig. 140 in A. Ernst, 1918).
1. Cardamine polyphylla (W. und K.) O. E. Schulz.
2. C. pentaphylla (Scop.) R. Br.
3. Vermutlicher Bastard C. polyphylla × pentaphylla. 1/4 nat. Gr. Aus A. Ernst (1918, Fig. 140).

Die Form der Blüten der verschiedenen Arten ist nicht wesentlich verschieden, wohl aber die Farbe. Die Blüten von C. pol. sind gelblich, diejenigen von C. pent. dunkel-violett, diejenigen von C. pin. weiß. Die Farbe der Blüten von C. bulb. schwankt zwischen blaßrosa und violett. Die Blüten von C. bulb. sind kleiner als diejenigen der übrigen europäischen Arten mit Ausnahme von C. quinquefolia, deren Blüten ungefähr gleichgroß sind. Bei den vier in der Schweiz vor-

kommenden Arten sind die längeren Staubgefäße beim Öffnen der Blüte meist auf der Höhe der Narbe oder etwas darüber. Sehr häufig

Fig. 2 (= Fig. 141 in A. Ernst, 1918).
Blütensproß von Cardamine bulbifera (L.) Crantz. ½ nat. Gr.
Aus A. Ernst (1918, Fig. 141).

tritt Selbstbestäubung ein. Bei C. bulb. sind die Staubbeutel kleiner als bei anderen Arten, der Raum in der offenen Blüte wird durch sie

daher nicht ganz ausgefüllt. Zudem drehen sie sich nach dem Öffnen der Blüte um 90° seitwärts und kippen gleichzeitig in die Horizontallage um, so daß die offenen Staubbeutel nach aufwärts schauen. Selbstbestäubung ist daher weniger *häufig* als bei den anderen Arten. Immerhin ist sie durch diese Vorrichtungen nicht ganz ausgeschlossen, wie Beobachtungen an eingehüllten Blütenständen zeigten.

Die Blüten aller Arten zeigen gelegentlich Mißbildungen, wie ganze oder teilweise petaloide Ausbildung von Antheren, Fehlen einzelner Staubblätter, oder Vermehrung der Zahl der inneren Staubblätter auf fünf oder sechs, frühzeitige Degeneration der Kelchblätter oder der ganzen Knospen. Diese Abweichungen finden sich bei C. bulb. nicht häufiger als bei den übrigen Arten[1]). Hildebrand (1881, p. 23) fand bei den von ihm untersuchten Exemplaren von C. bulb. überall nur die Filamente der kürzeren Staubblätter, die Staubbeutel fehlten. Er war daher der Ansicht, daß sie bei dieser Art immer fehlschlagen. Ich fand nie solche Blüten, in Buchs 1919 hingegen eine Anzahl Blüten, bei denen die Staubbeutel noch ausgebildet waren, aber keinen Pollen enthielten und deshalb geschlossen blieben[2]). Bei einzelnen Pflanzen, die inmitten anderer mit normalen Blüten standen, besaßen alle Blüten nur solche Antheren. Die Fruchtknoten dieser Blüten waren teils klein, entwicklungsunfähig, teils aber anscheinend normal. Der Fruchtknoten von C. bulb. hat bei normalen Blüten eine Länge von 5—7 mm. Die Narbe ist zweiteilig und über den Placenten oft leicht verbreitert, doch weniger stark als dies bei C. pent., pol. und pin. der Fall ist. Die Narbenpapillen sind schon vor dem Öffnen der Blüte fertig ausgebildet. In vielen Blüten von C. bulb. ist der Fruchtknoten nur 3—5 mm lang, er wird rasch gelb und geht vorzeitig zu Grunde. Besonders häufig fand ich dies in einer Waldlichtung in Runkels bei Buchs 1919, wo C. bulb. einen sehr dichten Bestand bildete. An einzelnen Stellen hatte die Mehrzahl aller Blüten solche Fruchtknoten. Die Narbenpapillen sind bei solchen Fruchtknoten entweder stark reduziert oder sie fehlen ganz, oft ist auch der Griffel unmittelbar unter der Narbe umgebogen, so daß die Narbe nach unten schaut. Weitere Anomalien fand Klein in den Blüten von C. bulb. (1901). Er fand bei der

1) Bei C pin. fanden sich solche Anomalien bei den Versuchspflanzen ziemlich häufig, doch ist dies begreiflich, da diese Art die Kultur in Töpfen schlecht erträgt.

2) Bei Versuchspflanzen von C. pin., die durch die Kultur gelitten hatten, zeigten sich gelegentlich auch solche Blüten, ebenfalls solche, bei denen der Fruchtknoten klein, entwicklungsunfähig war.

Untersuchung einer größeren Anzahl Blüten zwischen den Filamenten der kürzeren Staubblätter und dem Fruchtknoten fadenartige Bildungen. Oben befand sich meistens ein Köpfchen, das einfach oder gegabelt und gerade oder schief aufgesetzt war. Der Stiel bestand aus gleichartigen, dünnwandigen Zellen, in deren Mitte sich ein dünnes Spiralgefäß befand. Das Köpfchen zeigte bei den einen dieser Bildungen im Innern papillöse Zellen, die auffallend dem Archespor der Antheren glichen. Klein fand auch bei einzelnen eine fibröse Schicht oder Reste davon. Bei zweiteiligen Gebilden waren oft zwei solche archesporähnliche Komplexe vorhanden, so daß er zum Schlusse kam (1901, p. 424): „Diese fibrösen Zellen zeigen es deutlich, daß wir es hier mit staubblattartigen Gebilden zu tun haben; da aber in denselben sich niemals Blütenstaub entwickelt, können dieselben nur als Staminodien angesehen werden." Diese Gebilde erreichten eine Länge bis zu 5 mm. Ich untersuchte anfangs Mai 1919 in Brusino-Arsizio im Tessin[1]) ca. 400 Blüten und fand dabei in einer einzigen ein solches Gebilde. Im gleichen Monat suchte ich auch bei Buchs nach diesen „Staminodien" und fand an einer Stelle unter ca. 1000 untersuchten Blüten bei 25 solche Bildungen. An einer weiteren Stelle in der Nähe fand ich sie etwas reichlicher, und zwar sowohl im Schatten des Buchenwaldes, als auch in der angrenzenden sonnigen Lichtung. Finden sie sich bei einer Blüte, so sind sie meist auch bei anderen Blüten desselben Blütenstandes vorhanden, doch nur selten bei allen. Sie finden sich nur auf einer Seite des Fruchtknotens oder aber auf beiden; im allgemeinen ist diese Verteilung am selben Blütenstande einheitlich. Die größte Länge dieser Fäden betrug 2 mm, im Mittel maßen sie etwa 1,2 mm. Meist waren es einfache, fadenförmige Gebilde, seltener waren sie oben gegabelt. Anatomisch zeigten diese Gebilde keine Besonderheiten, sie bestanden aus gleichmäßigen, parenchymatischen Zellen mit einem Leitbündel in der Mitte. Archesporähnliche Bildungen fand ich keine. Doch ist zu bemerken, daß Klein seine Untersuchungen an einem viel größeren Material durchführte (630 Blüten mit solchen Bildungen), ferner fand er Fäden, die bis 5 mm lang waren, während bei Buchs die längsten 2 mm maßen. 1920 fand ich bei den Pflanzen in Buchs diese „Staminodien" auch wieder. Sie schienen ungefähr gleich häufig vorzukommen wie 1919, besaßen aber etwas mannigfaltigere Formen. Klein beschreibt noch eine weitere Gruppe von solchen Bildungen,

---

1) Herr Prof. Ernst verdankt die Kenntnis dieses Standortes von C. bulb. der Freundlichkeit von Herrn Prof. Schinz in Zürich.

die an der gleichen Stelle auftraten, aber erst nach dem Abfallen der Kron-, Kelch- und Staubblätter, sowie der oben beschriebenen „Staminodien". Es waren wieder dünne fadenförmige Gebilde, die an ihrem Ende nicht oder nur schwach keulig verdickt waren, und deren Spitze oft narbenartig papillös entwickelt war. Bei den verdickten Bildungen fand sich unter der Spitze eine unregelmäßige Öffnung, die in eine Höhle im Innern führte. In der Wand dieser Gebilde fanden sich oft auch fibröse Zellen. Klein sagte daher von ihnen (p. 425): „Diese Gebilde wären also einigermaßen kombinierte Bildungen, da sie einerseits mit ihrer papillösen Spitze und der inneren Höhlung an Pistille erinnern und andererseits wegen der fibrösen Zellen auch Staubblattnatur verraten." Es gelang mir nicht, solche sekundäre Bildungen zu finden. Die Blüten, die diese zweite Art von Bildungen aufwiesen, zeigten keinen Fruchtansatz. Klein nahm daher eine kausale Beziehung zwischen der Unterdrückung der Fruchtbildung und der Ausbildung dieser Gebilde an (p. 427): „Diese Exemplare der Dentaria bulbifera mußten daher wahrscheinlich gleichfalls an schattigen Orten gestanden haben, wo die Bestäubung infolgs Mangels von Insekten ausblieb und daher auch keine Schoten sich ausbildeten[1]); statt dessen entstanden aber die hier beschriebenen Gebilde. In den Blüten wurden nämlich die für die Samenbildung bestimmten Stoffe — infolge der unterbliebenen Bestäubung — nicht verbraucht, und so wurden sie für diese Gebilde verwendet. Dieselben sind also eventuell entstehende, adventive Bildungen, welche mit der Samenbildung in Zusammenhang stehen und so einen neueren Fall jener Korrelationen abgeben, die in der Gestaltung des Pflanzenkörpers eine so große Rolle spielen. Da der Pflanzenkörper mit allen seinen Teilen ein organisches Ganzes bildet, so ruft das Ausbleiben eines Teiles die Entstehung eines anderen hervor. Denn die Pflanze trachtet die einmal erworbenen plastischen Stoffe unbedingt auf irgendeine Art zu verwenden, und wenn sie die für einen bewußten Zweck bestimmten Stoffe dafür nicht aufbrauchen kann, so benutzt sie diese Stoffe zur Hervorbringung neuer Bildungen." Ich glaube nicht, daß die korrelative Beziehung so einfach ist, wie sie Klein hier annimmt. Es wäre sonst seltsam, daß nur gerade in den unbefruchteten Blüten von C. bulb. solche Bildungen auftreten, bei anderen Pflanzen aber nicht. Hier bieten ja schon die Bulbillen eine Gelegenheit, die nicht benutzten plastischen Baustoffe doch noch für die Fortpflanzung zu verwenden. Zudem beruhen wohl beide Er-

1) Er hatte die Pflanzen auf dem Markte gekauft.

scheinungen, die „Staminodien“ und die „Pistille“ auf der gleichen Ursache. Nun sind aber die „Staminoden“ schon zur Blütezeit ausgebildet, oft sogar schon in Blüten, die noch geschlossen sind, also sicher zu einer Zeit, wo noch nicht entschieden ist, ob die Blüte befruchtet wird oder nicht. Die Zeichnungen Kleins deuten übrigens darauf hin, daß wahrscheinlich die Fruchtknoten jener Blüten entwicklungsunfähig sind, sie sind dünn und klein, ähnlich wie die oben beschriebenen entwicklungsunfähigen Fruchtknoten. In meinem Material fanden sich die „Staminodien“ an entwicklungsunfähigen wie an anscheinend entwicklungsfähigen Fruchtknoten, eine direkte Beziehung zwischen Sterilität des Fruchtknotens und diesen Bildungen konnte ich nicht feststellen, doch scheint sie mir wahrscheinlich. Darauf hin deutet die Beobachtung Kleins, daß sich die „Pistille“ nur in Blüten fanden, die keine Früchte entwickelten. Aus der Angabe Kleins, daß er in einem Jahre tausende von Blüten durchmusterte, ohne solche Bildungen zu finden, so wie aus meinen Ergebnissen in Brusino ergibt sich, daß die Entwicklung derselben wohl stark von äußeren Einflüssen abhängig ist; ob direkt oder als Korrelationserscheinung zur verminderten Fertilität läßt sich auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht entscheiden.

Anschließend möchte ich hier die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Ableger besprechen. Die Vermehrung durch Bildung akzessorischer Sprosse ist in der Gattung Cardamine ziemlich verbreitet. Diese treten dabei als Adventivsprosse auf den Blättchen auf [C. pratensis L., hirsuta L.[1]) u. a.], oder als Ableger in den Blattachseln [C. amara L., lyrata Bunge[1]) u. a.] oder als Bulbillen an den Blattstielen [C. tenella (Pursh) O. E. Schulz[2])[3]), californica (Nutt) Greene] oder in den Blattachseln [C. bulb., C. quinquefolia[2])[4])]. Diese Bildungen treten aber mit Ausnahme derjenigen von C. bulb. nur unter besondern äußern Umständen auf (Unterdrückung der Blütenbildung durch große Feuchtigkeit, durch „Gefülltwerden“ usw.). Bei C. bulb. finden sie sich jedoch als regelmäßige Bildung. Zur Blütezeit sind diese Bulbillen bei C. bulb. bei den meisten Individuen 1—3 mm lang. Sie sind braun-violett und bestehen aus Niederblättern, die in Form und Größe den Schuppenblättern des Rhizoms entsprechen. Zur Zeit der Fruchtreife erreichen diese Bulbillen oft eine Länge von 1 cm.

1) Vgl. Schulz, 1903, p. 287, 288.
2) Sektion Dentaria.
3) Vgl. Schulz, 1903, p. 287 u. 390.
4) Vgl. Schulz, 1903, p. 360.

Häufig fallen sie schon vorher durch irgendwelche äußeren Einflüsse ab, wie Biegung des Stengels durch Wind, Berührung mit anderen Pflanzen, Vorbeistreifen von Tieren und Menschen usw. Bei anderen Individuen bleiben sie in den Blattachseln bis die Pflanze vergilbt und umfällt. Auch auf diese Weise können Bulbillen bis in 60 cm Entfernung vom Rhizom in den Boden gelangen. Am Boden entwickeln sich unter günstigen Bedingungen aus den Achseln der Niederblätter sogleich Würzelchen und entweder in derselben Vegetationsperiode oder erst im folgenden Frühjahr bilden sich noch 1—2 ein- bis dreiteilige Laubblätter. Frühestens im zweiten Sommer entstehen blühreife Sprosse.

Zusammenfassung. Eine Vergleichung der vier in der Schweiz vorkommenden Arten der Sektion Dentaria: C. bulbifera, pentaphylla, polyphylla, pinnata ergibt folgende Resultate: Die Standortsbedingungen der vier Arten sind nicht wesentlich verschieden. Die vier Arten unterscheiden sich vor allem in der Form und Größe des Rhizoms, in der Anordnung und Form der Blätter, in der Form, Größe und Farbe der Blüten. C. bulbifera besitzt gegenüber den anderen Arten folgende Eigentümlichkeiten: Im oberen Teile des Stengels finden sich spiralig angeordnet kleinere einfache, dreiteilige oder aus fünf Fiederblättchen bestehende Blätter. In den Blattachseln aller stengelständigen Laubblätter finden sich Brutknospen, die unabhängig von äußeren Bedingungen auftreten. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Ableger, Adventivsprosse auf Blättern, Bulbillen in Blattachseln ist in der Gattung Cardamine häufig unter besondern äußern Bedingungen, doch tritt diese Form der Fortpflänzung nur bei C. bulbifera als regelmäßige Bildung auf. Die Blüten von C. bulbifera zeigen gegenüber den anderen Arten häufigeres Fehlschlagen der Antheren und des Fruchtknotens, ferner finden sich vielfach abnormale Neubildungen von unbekannter Bedeutung zwischen Fruchtknoten und Staubblättern.

2. Die heutige Verbreitung der europäischen Dentaria-Arten.

Über die geographische Verbreitung der europäischen Arten der Sektion Dentaria gibt die Kartenskizze Aufschluß. Sie wurde nach den Standortsangaben in der Monographie der Gattung Cardamine von Schulz (1903) gezeichnet[1]). Weitaus das größte Verbreitungs-

1) Eine ähnliche Darstellung findet sich auch in Hegi's Flora von Mitteleuropa, Bd. IV, p. 322, doch wurden dort die kaukasischen Arten nicht berucksichtigt.

gebiet besitzt C. bulb. Es erstreckt sich von 37°—60° nördl. Breite und von 0°—48° östl. Länge, also durch ganz Europa mit Ausnahme der Pyrenäenhalbinsel und der nördlichen Gebiete von England, Skandinavien und Rußland. Auch in Kleinasien finden sich noch eine Anzahl Standorte. Alle übrigen Arten bewohnen ein bedeutend kleineres Areal, zudem geht keine dieser Arten im Norden über 52° nördl. Breite hinaus [1]). Offenbar steht die große Verbreitung von C. bulb. im Zusammenhang mit der leichten ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Bulbillen, da alle übrigen Arten, die sich nur durch Samen und durch die Rhizome verbreiten, auf kleinere Gebiete beschränkt sind. Wie wir uns eine Ausbreitung auf größere Distanzen bei C. bulb. vorzustellen haben, darüber fehlen Beobachtungen. Wohl läßt sich z. B. in Buchs beobachten, daß längs einer, meist trockenen Bachrunse sich bis weit hinunter überall Exemplare von C. bulb. finden, die zweifellos aus herabgeschwemmten Bulbillen entstanden, doch erfolgt auf diese Weise nur eine lokale Neubesiedelung. Für die Verbreitung auf größere Distanzen besteht die Möglichkeit, daß sie durch Tiere, vor allem Vögel, besorgt wurde, doch fehlt mir darüber jede Beobachtung. Es ist dabei zu bedenken, daß keine harte Hülle da ist, die das Speichergewebe der Bulbillen gegen die Verdauungssäfte schützen würde. Schulz (1903, p. 309) erwähnt auch die Möglichkeit, daß „vorbeistreifende Tiere mit Samen überschüttet werden und dieselben unbeabsichtigt forttragen", doch spielt die Verbreitung durch Samen an den meisten Standorten wohl nur eine geringe Rolle.

Auf der Karte lassen sich deutlich einige Zentren erkennen, in denen sich heute mehrere Dentaria-Arten beieinander vorfinden. 1. Längs des Nordrandes der Alpen: C. bulb., pent., pin., pol. und enneaphylla. 2. In der Krain und längs des Südrandes der Alpen bis zum Langensee: C. bulb., pent., pol., pin., enneaphylla und savensis. 3. In Böhmen — Mähren: C. bulb., enneaphylla und glandulosa. 4. Im Kaukasus und in Armenien: C. bulb., bipinnata, quinquefolia und microphylla. Wenn wir annehmen, C. bulb. sei ein Bastard zwischen zwei der heute lebenden Dentaria-Arten, dann drängt sich uns sofort die Frage auf: Wie läßt sich unter dieser Voraussetzung die große Verbreitung von C. bulb. außerhalb des Areals der beiden Elternarten erklären? Zur Erklärung dieser Erscheinung ergeben sich von vornherein zwei einander entgegengesetzte Möglich-

---

1) Eine Ausnahme bildet einzig C. glandulosa ssp. sibirica, die sich in Zentralsibirien bis 55° nördl. Br. findet.

keiten. a) Wir nehmen an, daß das Areal der beiden Elternarten nie bedeutend größer gewesen sei, als es heute ist. Für diese Annahme spricht das mehr oder weniger geschlossene Areal einiger Arten (C. bipinnata, glandulosa, savensis, microphylla, pinnata). Doch steht dem die disjunkte Verbreitung der anderen Arten, insbesondere von C. pol. gegenüber, die entweder durch sprungweise Ausbreitung auf große Distanzen erklärt werden müßte, oder durch die Annahme, daß die heutigen Standorte Relikte eines früher geschlossenen Areals seien. Unter der Voraussetzung, daß das Areal der heutigen Arten nie größer war, hätten wir also mit einer Entstehung von C. bulb. in einem der angegebenen vier Zentren zu rechnen. Von da aus hätte sich C. bulb. dank ihrer ausgibigen vegetativen Fortpflanzung ihr heutiges großes Areal erobert. Die Ausbreitung kann dabei durch Bäche, Tiere, durch heftige Winde usw. gefördert worden sein, bis schließlich ein mehr oder weniger geschlossenes Areal im Umfange des heutigen erreicht wurde. Äußere Einflüsse, wie z. B. die Verdrängung der ursprünglichen Wälder durch die Kultur bewirkten dann die Zerstückelung dieses Areals, wie sie heute besteht. Allerdings können wir diese oft stark isolierten Standorte auch als Produkte einer Ausbreitung auf große Distanzen betrachten. Wie ich schon erwähnte, fehlen aber Beobachtungen über eine solche Ausbreitung von C. bulb. Schwierig zu erklären ist vor allem die Besiedelung folgender Gebiete: England, Süd-Schweden und Ostsee-Inseln, ferner unter der Annahme einer Entstehung in Mitteleuropa die Besiedelung des Kaukasus oder umgekehrt bei Annahme einer Entstehung im Kaukasus die Besiedelung der übrigen Zentren. Eine mehrfache Entstehung als Kreuzungsprodukt verschiedener Elternkombinationen hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

b) Im Gegensatz zu dieser Annahme einer progressiven Entstehung des heutigen Areals von C. bulb. können wir die verhältnismäßig kleinen Verbreitungsgebiete der übrigen Dentaria-Arten als Relikte erklären. Alle diese Arten seien früher einmal weiter verbreitet gewesen, vielleicht im Umfange des heutigen Gebietes von C. pol. Durch irgend-welche äußern Umstände seien diese Arten zurückgedrängt worden, einzig C. bulb. habe sich infolge ihrer ausgibigen vegetativen Vermehrung noch im ganzen ursprünglichen Verbreitungsgebiete halten können. Schulz (1903, p. 312) z. B. vermutet, daß gegen Ende des Tertiärs eine größere Zahl von Arten der Sektion Dentaria existierte, so daß wir annehmen können, daß die Bedingungen für die Dentaria-Arten früher günstiger waren. Als Reliktstandorte, die für ein Zurückgehen einzelner Arten sprechen würden, wären vor allem diejenigen

von C. pol. zu erwähnen: in der Krain, in der Ost-Schweiz, im Tessin, in Mittelitalien und Kalabrien, ebenso von C. enneaphylla in Mitteldeutschland, in Ober- und Mittelitalien und auf der Balkan-Halbinsel. Doch stehen dieser Annahme schwerwiegende Einwände entgegen: Keine der übrigen Arten erreicht auch unter Berücksichtigung der disjunkten Verbreitung nur annähernd das Areal von C. bulb., und es ist wenig wahrscheinlich, daß wenn eine Art früher einmal ein so ausgedehntes Gebiet wie dasjenige von C. bulb. bewohnte, sie auf einem so großen Rückzuge gar keine Reliktstandorte mehr zurückließ. Ferner können die isolierten Standorte, wie wir unter a) sahen, auch im Sinne einer sprungweisen Wanderung gedeutet werden.

Natürlich ist auch eine Kombination der beiden Annahmen möglich, in dem Sinne, daß die Areale der übrigen Dentaria-Arten früher etwas größer und lückenloser waren, und daß C. bulb. sich infolge ihrer leichten Vermehrung durch Bulbillen ausbreitete, während gleichzeitig die anderen Arten etwas zurückgingen.

Schließlich können wir auch annehmen, daß C. bulb. von zwei heute ausgestorbenen Arten abstammt, deren Areal größer war als dasjenige der heutigen Dentaria-Arten. Doch fehlen für diese Annahme Beobachtungen.

Zusammenfassung. Die heutige Verbreitung der Arten der Sektion Dentaria gibt uns keine entscheidenden Anhaltspunkte für die Annahme eines hybriden Ursprunges von C. bulbifera aus zwei der heute lebenden Arten. Das Areal von C. bulbifera ist bedeutend größer als dasjenige jeder anderen Art oder Artenkombination. Es umfaßt das Areal aller übrigen europäischen Dentaria-Arten und erstreckt sich noch über die Grenzen dieses Gebietes hinaus. Unter der Annahme eines hybriden Ursprunges dieser Art aus zwei der heute lebenden Arten müssen wir daher eine starke Ausbreitung von ihrem Entstehungsorte aus annehmen, eine mehrfache Entstehung aus verschiedenen Kombinationen an weit getrennten Orten ist wenig wahrscheinlich. Die große Verbreitung von C. bulbifera ist wohl durch die ausgibige vegetative Propagation verursacht worden. Über den Vorgang der Ausbreitung auf große Distanzen fehlen aber Beobachtungen. Die Annahme, daß das beschränkte Verbreitungsgebiet der übrigen Arten Reliktnatur besitze, während C. bulbifera noch das ursprüngliche Verbreitungsgebiet der meisten Arten bewohne, hat wenig Wahrscheinlichkeit.

3. Die Blütenbildung der in der Schweiz vorkommenden Dentaria-Arten.

Für die genauere Untersuchung mußte ich mich infolge der Kriegsverhältnisse auf die vier in der Schweiz vorkommenden Arten: C. pin., pent., pol. und bulb. beschränken. In erster Linie handelte es sich darum, die Angaben über die Sterilität von C. bulb. abzuklären. Ernst weist darauf hin (1918, p. 492), daß schon die Blütenbildung bei C. bulb. im Vergleich zu den übrigen Arten eine Hemmung aufweist Zur genaueren Feststellung dieser Verhältnisse machte ich in den vier Jahren 1918—21 an verschiedenen Standorten der einzelnen Arten Zählungen der Blüten pro Blütentraube.

Die Tabellen zeigen die Häufigkeit der einzelnen Blütenzahlen, die Zahl der Blütenstände, die Gesamtzahl der Blüten und die durchschnittliche Blütenzahl. Die Zählungen innerhalb einer Art folgen sich in chronologischer Reihenfolge.

Ich möchte der Vergleichung der Resultate erst einige allgemeine Bemerkungen über die Zählungen vorausschicken. Die Anzahl der gezählten Blüten wurde an manchen Orten durch die Zahl der vorhandenen Blütenstände bestimmt, oder aber sie wurde nicht größer gewählt, weil es mir für die Resultate ohne Bedeutung schien, noch weitere Zählungen auszuführen. Wir können aus der summarischen Zusammenstellung (Tab. 5) zwar sofort ersehen, daß ein bedeutender Unterschied in der Blütenzahl der einzelnen Arten besteht, die Vergleichung der Zählungen innerhalb einer Spezies aber zeigt uns bedeutende Schwankungen der mittleren Blütenzahlen. Es sind vor allem Ernährungseinflüsse, die die Blütenzahl für das folgende Jahr bestimmen. An Standorten, wo Jungholz oder dichter Buchen- oder Tannenbestand den Lichtzutritt während der Vegetationszeit stark hemmt, sind die Pflanzen kümmerlicher, und die Zahl der Blüten ist geringer. Ein Beispiel dafür bieten die Zählungen von C. pent. in Morschach 1918. Zählung 2 (Tab. 2) wurde in einer Waldlichtung am Nordhange des Stooß ausgeführt. Die Lebensbedingungen scheinen für C. pent. dort sehr günstig zu sein, denn manche Exemplare waren 50—60 cm hoch, und 85% aller Blüten setzten Früchte an. Etwa 80 m tiefer befindet sich am Wege von Morschach nach Schweizerhöhe im Schatten einer Felswand C. pent. in einem dichten Gebüsch von jungen Buchen, Ahorn und Eschen. Dort wurde Zählung 4 ausgeführt. Auf der anderen Seite des Weges wächst C. pent. in einer Wiese, also auch unter ungünstigen und zudem ganz ungewöhnlichen

C. pinnata. **Tab. 1.**

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	40	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt
1. **1918** Travers	—	—	—	1	1	2	2	5	5	17	11	7	12	3	12	9	5	4	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	103	1207	11,7
2. Noiraigue	—	—	—	—	1	—	2	2	5	7	11	10	10	12	17	10	9	6	5	4	4	1	2	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	120	1746	14,5
3. **1919** Serpiano	—	—	—	1	4	6	10	11	16	22	19	21	20	24	22	13	20	14	14	10	5	1	3	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	261	3308	12,7
4. Brusino	—	2	—	1	3	1	1	3	7	14	17	9	9	17	10	13	18	9	14	10	7	6	6	6	3	7	2	5	4	2	—	—	1	—	2	1	—	—	—	—	210	3322	15,8
5. **1921** Brusino	1	—	—	1	2	3	3	7	13	12	15	11	16	11	8	11	6	9	8	6	1	—	—	1	2	1	—	3	—	1	—	1	—	—	1	—	1	1	—	1	157	2105	13,4
	1	2	—	4	10	13	16	28	43	70	69	59	67	65	64	63	59	45	47	32	18	11	10	10	6	9	4	8	5	3	—	1	1	—	3	2	1	1	—	1	1851	11688	13,7

C. pentaphylla. **Tab. 2.**

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt
1. **1918** Zürcher Oberland	—	—	—	—	—	1	2	2	7	1	7	6	4	4	3	2	—	1	2	42	457	10,8
2. Morschach, Lichtung	—	—	—	—	1	11	12	17	11	13	19	13	5	4	4	2	—	1	—	113	1003	8,9
3. „ Wiese	—	—	3	6	20	33	27	27	15	12	2	4	2	—	1	—	—	—	—	152	950	6,3
4. „ Gebüsch	—	1	4	15	16	33	35	22	13	7	4	—	2	—	—	—	—	—	—	152	868	5,7
5. Creux du Van	—	—	2	—	1	4	2	6	13	20	15	10	7	9	6	2	1	—	2	100	993	9,9
6. **1920** Zürcher Oberland	—	—	—	—	7	18	18	25	41	33	30	21	18	15	8	1	1	1	—	237	2128	9,0
	—	1	9	21	45	100	96	99	100	86	77	54	38	32	22	7	2	3	4	796	6399	8,0

C. polyphylla. **Tab. 3.**

		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt
1.	**1918** Zürcher Oberland I . .	—	—	—	3	2	4	3	12	8	7	6	2	1	2	—	—	—	50	386	7,7
2.	„ „ II. .	—	—	1	7	13	17	17	14	15	6	8	2	—	—	—	—	—	100	636	6,4
3.	Oberseetal I, 800 m . .	—	—	4	15	24	10	9	3	2	3	1	—	1	—	—	—	—	72	339	4,7
4.	„ IIa, 900 m .	—	1	3	9	17	34	28	26	12	12	6	1	1	—	—	—	—	150	909	6,1
5.	„ IIb, 1000 m.	—	1	3	8	10	25	17	16	8	4	5	2	1	—	—	—	—	100	594	5,9
6.	„ IIc, 1100 m.	—	—	8	10	19	18	21	12	5	3	4	—	—	—	—	—	—	100	529	5,3
7.	Buchs I	—	—	1	3	12	10	17	14	12	4	3	1	—	—	—	—	—	77	482	6,3
8.	„ II	—	2	7	3	5	11	10	11	9	2	2	—	—	—	—	—	—	62	347	5,6
9.	**1919** Oberseetal III.	—	6	2	7	13	18	20	21	12	7	5	—	—	—	—	—	—	111	649	5,9
10.	**1920** Zürcher Oberland I . .	—	1	2	8	16	21	25	18	16	8	8	4	1	—	—	—	—	128	810	6,3
11.	Buchs III	—	2	7	19	31	31	24	22	11	1	2	—	—	—	—	—	—	150	767	5,1
12.	„ IV.	—	4	9	19	27	34	35	38	15	16	10	3	2	—	—	—	—	212	1234	5,9
13.	„ V	1	4	13	22	28	43	40	28	21	8	6	4	2	—	—	—	—	220	1227	5,6
14.	Oberseetal III.	3	7	14	17	31	21	20	7	6	4	1	1	—	—	—	—	—	132	589	4,5
15.	„ IV.	—	2	5	11	13	13	10	8	10	1	1	2	—	—	—	—	1	77	415	5,4
16.	**1921** Oberseetal IV.	1	1	2	1	8	14	26	26	12	7	11	6	6	1	1	—	—	123	882	7.2
17.	Buchs IV.	—	2	3	2	4	13	20	44	42	35	34	21	20	6	2	—	—	248	2091	8,4
		5	33	84	164	273	337	342	320	216	128	113	49	35	9	3	—	1	2112	12906	6,1

		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt
1. **1918**	Runkels I	197	11	8	13	7	6	5	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	248	164	0,7
2. **1919**	Serpiano	142	42	31	49	36	39	29	34	28	14	9	10	6	10	2	1	—	1	—	—	—	483	1814	3,8
3.	Brusino	61	46	63	48	54	37	20	11	20	6	4	1	—	2	—	—	—	1	—	—	—	374	1222	3,3
4.	Runkels II	24	9	13	13	11	13	15	13	10	8	11	8	8	4	—	3	—	—	1	—	—	164	925	5,6
5. **1920**	Runkels I	535	60	43	41	26	26	12	3	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	751	637	0,8
6.	„ II	920	129	108	104	66	49	30	14	12	5	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1440	1617	1,1
7.	„ III	700	85	62	55	25	20	8	8	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	966	704	0,7
8.	„ IV	750	114	101	106	96	91	72	51	41	20	14	6	3	2	—	—	—	—	—	—	—	1467	3038	2,1
9.	Buchs V	565	34	29	29	24	35	12	5	3	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	738	602	0,8
10. **1921**	Brusino	390	124	136	136	164	169	130	112	104	56	50	27	11	9	8	4	4	1	1	1	—	1637	6541	4,0
11.	Runkels I	560	44	27	28	12	17	10	10	5	3	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	718	535	0,7
12.	„ II	680	86	91	64	59	50	25	24	18	2	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1105	1487	1,3
13.	„ IV	1185	75	64	61	60	66	63	40	50	32	16	13	6	5	1	1	—	—	—	—	—	1738	2771	1,6
		6709	859	776	747	640	618	431	325	297	148	112	69	36	32	11	9	4	3	2	1	—	11829	22057	1,9

Tab. 5.

Art	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt
C. pinnata	851	11688	13,7
C. pentaphylla	796	6399	8,0
C. polyphylla	2112	12906	6,1
C. bulbifera	11829	22057	1,9

Tab. 6.

Art	Niedrigster Durchschnitt	Höchster Durchschnitt	Differenz	Niedrigste Blütenzahl	Höchste Blütenzahl	Differenz
C. pinnata	11,7	15,8	4,1	0	40	40
C. pentaphylla . .	5,7	10,8	5,1	1	18	17
C. polyphylla . . .	4,5	8,4	3,9	0	16	16
C. bulbifera	0,7	5,6	4,9	0	19	19

Bedingungen, was sich aus der Zählung 3 erkennen läßt[1]). Ähnliche Schwankungen können auch durch Witterungseinflüsse hervorgerufen werden. Ein klares Beispiel dafür geben Zählungen Nr. 4, 6 nnd 12 in Tab. 4. Bei der Zählung 1919 war C. bulb. in jener Waldlichtung in Runkels bei Buchs die vorherrschende Pflanze. Sie bedeckte im April in dichten Büschen den Boden, so daß nur wenige andere Frühlingspflanzen daneben aufkommen konnten. Die Zahl der blütenlosen Sprosse war gering und der Durchschnitt der Blütenzahlen der höchste von allen Zählungen. Ein ähnlich dichtes Wachstum fand ich sonst nirgends, an all den übrigen Standorten standen die Blütensprosse einzeln. Mai und Juni 1919 waren sehr trocken, die oberirdischen Organe von C. bulb. vertrockneten und schon Ende Juni konnte ich nur noch wenige Spuren von Blütensprossen auffinden. Im Frühjahr 1920 und 1921 war dieser Bestand stark reduziert. Nur an wenigen Stellen fand sich C. bulb. noch in Büschen, die Lichtung zeigte das Bild eines Übergangs zum lockeren Bestande, wie ich ihn an den übrigen Standorten fand. Die Zahl der blütenlosen Sprosse war dabei bedeutend gestiegen. Daß wirklich die Trockenheit diese rasche Veränderung des Bestandes bewirkt hatte, geht daraus hervor, daß an einer schattigen

1) Ob die Besiedelung vom Gebüsche aus erfolgt war, oder ob sich an diesem Hange vor nicht allzu langer Zeit noch Wald befand, wobei sich C. pent. bei der Rodung dank ihrer Rhizome noch halten konnte, ist mir unbekannt. Jedenfalls ist das der einzige mir bekannte Standort, wo sich eine größere Anzahl Exemplare einer Dentaria-Art so weit vom Waldrande weg in der offenen Wiese finden.

Stelle der Lichtung der Bestand weniger gelitten hatte. (Zählung 8, 1920 und 13, 1921). Eine Abnahme der Blütenzahl findet, wie zu erwarten war, auch gegen die Höhengrenze der Art statt. Als Beleg dafür dienen Zählungen 4—6, Tab. 3. C. pol. befindet sich dort an einem steilen Nordhang in ziemlich dichtem Mischwald.

Es fragt sich angesichts dieser verhältnismäßig großen Schwankungen, wie weit die Zählungen ein zuverlässiges Bild der spezifischen Blütenzahlen geben können. Die Durchschnittszahlen aller Zählungen einer Art weisen aber so bedeutende Unterschiede auf (Tab. 5), daß wir ohne Bedenken die folgenden Resultate als sicher betrachten dürfen. Es ließe sich zwar einwenden, daß eine der Arten sich in unserem Lande vielleicht unter ungünstigen Bedingungen befindet und deshalb ihre Blütenzahl zu klein sei. Dieser Einwurf hätte aber nur für C. bulb. einen Einfluß auf die folgenden Schlüsse, gerade bei dieser Art glaube ich aber auf Grund von Herbarbelegen von Standorten aus anderen Ländern und aus den Angaben in der Literatur schließen zu dürfen, daß ihre Blütenzahl nirgends wesentlich anders ist als an den schweizerischen Standorten. Einen noch zuverlässigeren Maßstab als die Durchschnittswerte aller Standorte gibt uns ein Vergleich der Variationsbreite der einzelnen Arten (Tab. 6). Obschon einzelne dieser Werte durch Zählungen an weiteren Standorten noch verändert werden könnten, glaube ich nicht, daß dadurch ein wesentlich anderes Bild entstehen würde.

Nach diesen Zählungen weist C. bulb. die geringste Blütenzahl aller Arten auf. So wie sich auch zwischen den übrigen Arten bedeutende Unterschiede finden, die wir als spezifisch bedingte Unterschiede betrachten, könnte auch die niedrige Blütenzahl von C. bulb. als ein ihr von jeher zugehörendes, spezifisches Merkmal gelten. Doch erscheint mir die Annahme viel naheliegender, daß wir es hier mit einer sekundären Reduktion der Blütenzahl zu tun haben, die zugleich der Ausdruck einer Hemmung der geschlechtlichen Vermehrung überhaupt ist. Für diese Annahme spricht vor allem die große Zahl blütenloser Sprosse. Würden wir in der Blütenstatistik nur die blütentragenden Sprosse berücksichtigen, so würden sich Blütenzahlen ergeben, die denjenigen von C. pol. gleich kommen, eher noch darüber hinausgehen. Aus der Ontogenese und der Morphologie der blütenlosen Sprosse geht aber unzweideutig hervor, daß wir es mit ursprünglichen Blütensprossen zu tun haben (Fig. 3a). Sie entstehen terminal am Rhizom wie die blütentragenden Sprosse, weisen die Größe und die typische Beblätterung der Blütensprosse auf und zudem finden sich an ihrer Spitze oft rudimentäre Blütenknospen

Fig. 3a. Blütenloser Sproß von Cardamine bulbifera. $^1/_4$ nat Gr.

Fig. 3b. Blütenloser Sproß des Bastards C. pentaphylla × pinnata. $^1/_4$ nat. Gr.

von 0,5– 1,5 mm Länge, die auf 2—5 mm langen Blütenstielen stehen [1]). Solche Knöspchen finden sich oft in gleicher Ausbildung zwischen den Blütenstielen von Sprossen mit normal ausgebildeten Blüten [2]). Blütenlose Sprosse finden sich bei den übrigen Arten nur vereinzelt (Tab. 1—3). An Standorten mit ungünstigen Belichtungs- und Ernährungsverhältnissen finden wir solche blütenlose Sprosse bei C. bulb. besonders häufig. Ein Bild davon geben die Zählungen 1, 5, 7, 9 und 11, Tab. 4, die an Exemplaren im dichten Buchenwalde ausgeführt wurden. Wir finden sie aber auch immer an Standorten mit anscheinend optimalen Bedingungen (Tab. 4, Zählungen 1, 2, 4 und 10). Sehr klar zeigt sich die Tendenz zu einer Reduktion der Blütenzahl bei einer graphischen Darstellung solcher Zählungen (Fig. 4).

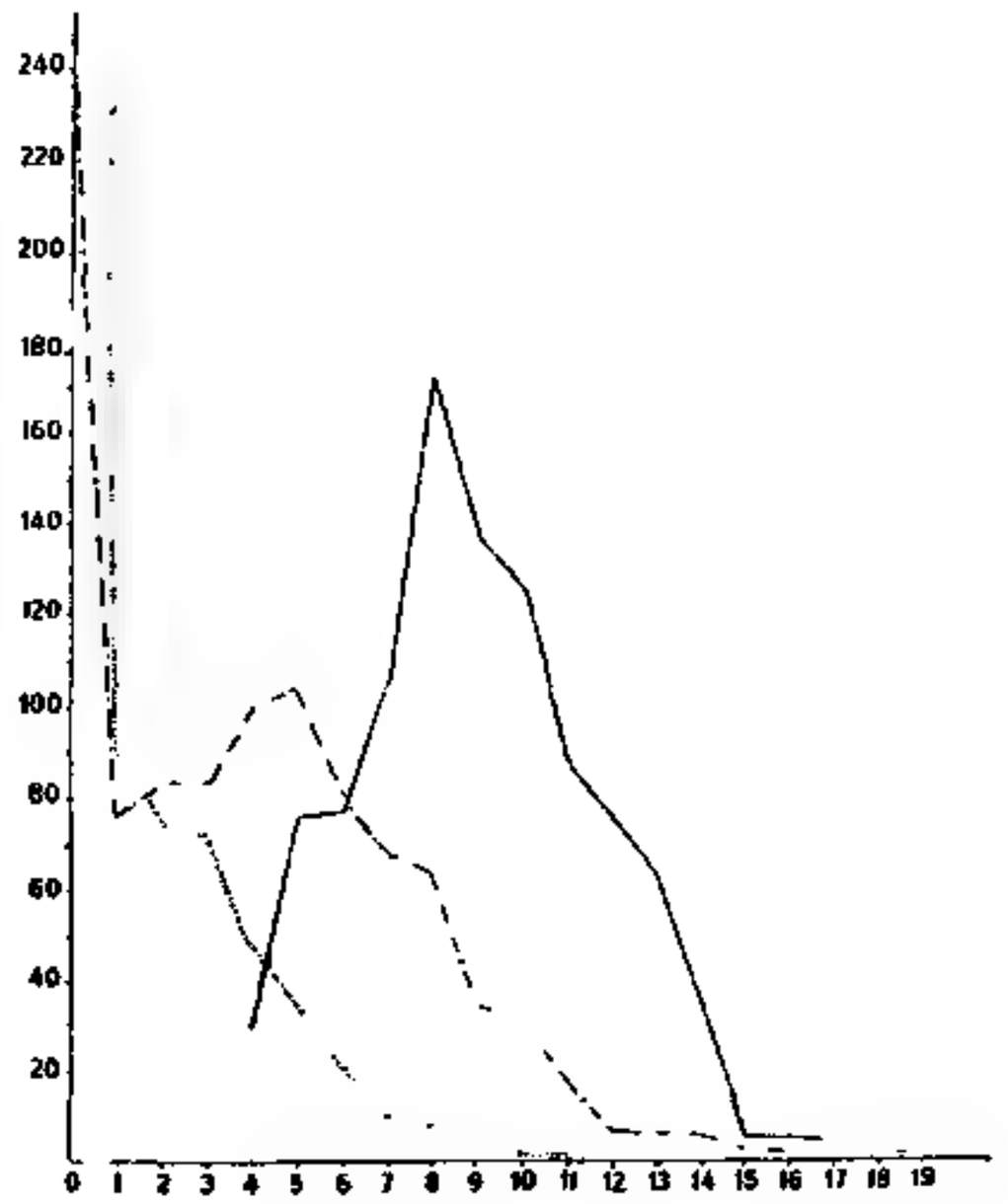


Fig. 4. Graphische Darstellung der Blütenzahlen.

———— Cardamine pentaphylla, Zürcher Oberland 1920, Tab. 2, Zähl. 6.

—·—·—·— C. bulbifera, Brusino 1921. Tab. 4, Zähl. 10.

· · · · C. bulbifera, Runkels-Buchs 1920, Tab. 4, Zähl. 6.

Die Kurve von C. pent. gibt, wie zu erwarten war, das Bild der Zufallskurve. Im wesentlichen dasselbe Bild würde jede andere Zählung von C. pent., pol. und pin. ergeben. C. bulb. zeigt bei beiden Zählungen eine einseitige Kurve, deren Maximum bei Null liegt. Diese einseitige Kurve läßt sich wohl nur als Ausdruck einer Tendenz zur Unterdrückung der Blütenbildung deuten. Bei der Zählung von Brusino findet sich noch ein zweiter, niedrigerer Gipfel bei 5. Es erhebt sich die Frage, wie wohl der zweite Gipfel der Kurve von Brusino zu erklären sei. Er findet sich bei beiden Zählungen von Brusino (Tab. 4, Nr. 3, 10), und auch bei der Zählung von Serpiano (Nr. 2, 500 m höher am selben Hange gelegen). Ferner weisen

---

1) Kerner (1891) bildet in seinem Pflanzenleben, Bd. II, p. 456 solche rudimentären Knöspchen ab, und zwar bei einem Sproß mit Blüten, einem mit Früchten und einem blütenlosen Sprosse, ebenso finden sich solche in den Zeichnungen von Reichenbach (1837).

2) Ähnliche rudimentäre Blütenknospen fand ich auch an der Spitze normal blühender Sprosse von C. pin.

auch die Zählungen Nr. 4 und 13 von Runkels ähnliche, doch etwas weniger gut ausgeprägte Verhältnisse auf. Die Zahl der gezählten Blütenstände bei Zählungen 10 u. 13 scheint genügend groß zu sein, um eine Deutung als zufällige Schwankungen auszuschließen. Es könnte die Vermutung auftreten, daß wir es an diesen Standorten mit einem Gemisch von zwei Rassen zu tun hätten, bei denen die Tendenz zur Reduktion verschieden stark ausgeprägt wäre; während sie bei der einen sehr stark wirksam wäre und sich ein Bild ergeben würde, wie es Kurve b zeigt, würden die Blütenzahlen der anderen die Zufallskurve wiedergeben. Diese Annahme scheint mir aber wenig wahrscheinlich, wenn wir berücksichtigen, daß Zählung 12 u. 13 in derselben Lichtung ausgeführt wurden, 12 in der offenen Lichtung, 13 an einer schattigen Stelle. Ich glaube, diese Erscheinung läßt sich einfacher erklären. Wir sahen ja, daß die äußeren Einflüsse bedeutende Schwankungen der Blütenzahlen bewirken können. Die Zählungen bei denen sich ein zweiter Gipfel findet, stammen von Standorten mit einer ziemlich hohen Blütenzahl [1]), also von Stellen, wo günstige äußere Einflüsse die Wirkung der Reduktion etwas kompensierten, während ungünstige äußere Einflüsse an den anderen Standorten die Wirkung des die Reduktion hervorrufenden Faktors verschärften. Hätte die Art eine vollständig normale Blütenbildung, so erhielten wir die Zufallskurve. Die Blütenbildung ist nun aber stark unterdrückt, und da der Grad dieser Reduktion von äußeren Faktoren beeinflußt wird, erhalten wir unter günstigen Bedingungen ein Bild, das noch etwelche Annäherung an die Zufallskurve zeigt, oder im entgegengesetzten Falle eine einseitige, absteigende Kurve ergibt.

Zusammenfassung. Eine statistische Erhebung über die Blütenbildung der in der Schweiz vorkommenden Dentaria-Arten zeigt, daß zwischen den einzelnen Arten deutliche, spezifische Unterschiede bestehen. Die geringste Blütenzahl weist C. bulb. auf. Das regelmäßige, durch äußere Umstände stark beeinflußte Auftreten von oft mehr als der Hälfte blütenloser Sprosse weist darauf hin, daß wir es bei dieser Art mit einer sekundären Reduktion der Blütenbildung zu tun haben. Eine solche Tendenz zur Reduktion zeigt vor allem auch eine graphische Darstellung. Sie ergibt für C. bulb. eine einseitige, von 0 aus absteigende Kurve, die häufig noch einen kleineren Gipfel

---

1) Zu Zählung 13 ist zu bemerken, daß, wenn wir auch nur einen Durchschnitt von 1,6 haben, dieser doch der größte von den in Runkels 1921 ausgeführten Zählungen ist.

zwischen 2—6 aufweist; die Blütenzahlen der übrigen Arten ergeben das Bild der Zufallskurve.

4. Die Frucht- und Samenbildung der in der Schweiz vorkommenden Dentaria-Arten.

a. Fruchtbildung.

Die Fruchtbildung weist wie die Blütenbildung starke Schwankungen auf, die sich als durch äußere Ursachen bedingt erklären lassen [1]). Als Beispiel dafür dienen Zählungen 1 u. 2 in Tab. 8. Schon bei der Blütenbildung stellten wir für diese beiden Standorte einen bedeutenden Unterschied fest (Tab. 2, Nr. 2 u. 4). In der offenen Waldlichtung (1) setzten 85% der Blüten Früchte an, im Niederholz (2) betrug der Fruchtansatz nur 20%. Ob die starke Unterdrückung der Fruchtbildung dabei durch dieselben Faktoren bewirkt wurde, die schon die Blütenbildung hemmten (mangelnde Belichtung und dadurch bewirkte Hemmung der Ernährung), oder ob einfach die Bestäubung durch Insekten im schattigen Gebüsche ausblieb, konnte ich nicht entscheiden, wahrscheinlich wirkten beide Faktoren zusammen. Ein ähnliches Verhältnis der Fruchtbildung zeigen auch Zählungen 1 u. 2, Tab. 9, bei C. pol. an zwei Standorten, die schon bei der Blütenbildung (Tab. 3, Nr. 3 u. 4) einen bedeutenden Unterschied aufwiesen. Tab. 11 gibt uns eine Übersicht über die Schwankungen der Fertilität bei den vier Arten. Die Fertilität von C. bulb. kann also an günstigen Standorten so groß sein wie diejenige der andern Arten an ungünstigen Standorten, im ganzen aber ist sie wesentlich geringer als diejenige der übrigen Arten. Es ließe sich hier allerdings einwenden, daß C. bulb.

1) Die Zählungen wurden während der Entwicklung der Früchte ausgeführt, sobald sich der Fruchtansatz sicher erkennen ließ. Die Fruchtknoten, die sich nicht entwickeln, bleiben meist längere Zeit erhalten, und wenn sie abfallen, ermöglicht der zurückbleibende Blütenstiel noch eine Zählung. Etwas schwieriger gestalten sich die Zählungen bei C. bulb., da bei dieser Art die Entscheidung, ob ein Fruchtknoten sich weiter entwickelt oder nicht, oft erst längere Zeit nach dem Blühen möglich ist. Inzwischen gehen aber eine Anzahl Blütensprosse, besonders armblütige, zu Grunde. Wenn wir daher zur Fruchtzeit an Hand der entwickelten Früchte und der Reste der unbefruchteten Fruchtknoten die Blütenzahlen feststellen, so erhalten wir einen höheren Durchschnitt, als bei einer Zählung der Blüten zur Blütezeit am selben Standort. Es fehlen dann eben viele armblütige Blütenstände, die den Blütendurchschnitt erniedrigt hätten. Durch Kombination der Blütenzählungen zur Blütezeit und Fruchtzeit am selben Standort lassen sich aber doch Vergleichswerte erhalten. Auf diese Weise sind die Blütenzahlen von Zählungen Nr. 1, 5, 8 u. 9 in Tab. 10 erhalten worden.

C. pinnata. **Tab. 7.**

		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Blütenstände	Blüten oder Früchte	Durchschnitt	%
1. **1918** Travers	Blüten .	—	—	—	1	1	2	2	5	5	17	11	7	12	3	12	9	5	4	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	103	1207	11,7	
	Früchte .	5	4	5	11	18	8	7	10	13	7	4	4	1	3	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	103	617	6,0	51
2. Creux du Van,	Blüten .	—	—	—	—	—	1	3	—	3	1	1	5	3	4	5	4	—	7	4	2	2	—	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	1	52	777	15,0	
	Früchte .	2	1	3	8	5	7	8	5	4	3	—	3	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	52	299	5,7	38
3. **1920** Brusino	Blüten .	—	1	1	1	3	4	10	9	10	11	6	5	5	5	3	8	1	2	1	—	1	2	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	92	942	10,2	
	Früchte .	23	15	11	7	13	4	10	1	3	3	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	92	276	3,0	29
Total:	Blüten .	—	1	1	2	4	7	15	14	18	29	18	17	20	12	20	21	6	13	10	3	4	2	4	2	1	2	—	—	—	—	—	1	247	2926	11,8	
	Früchte .	30	20	19	26	35	19	25	16	20	13	4	8	2	5	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	247	1192	4,8	41

C. pentaphylla. **Tab. 8.**

		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Blütenstände	Blüten oder Früchte	Durchschnitt	%
1. **1918** *Morschach I*	*Blüten* .	—	—	—	—	2	2	8	11	8	19	14	11	9	6	5	1	2	—	1	—	1	100	980	9,8	
	Früchte.	—	1	1	3	5	6	13	13	10	13	8	11	9	3	2	—	2	—	—	—	—	100	836	8.4	85
2. Morschach II,	Blüten .	—	—	3	4	10	12	16	8	6	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	64	365	5,7	
	Früchte.	44	4	3	4	3	2	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	64	72	1,1	20
3. Creux du Van,	Blüten .	—	—	—	—	—	2	3	1	3	1	2	2	4	2	4	1	2	—	—	—	—	27	287	10,6	
	Früchte.	2	2	2	4	2	2	5	4	1	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	27	136	5,0	47
Total:	Blüten .	—	—	3	4	12	16	27	20	17	23	18	13	13	8	9	2	4	—	1	—	1	191	1632	8,5	
	Früchte.	46	7	6	11	10	10	18	21	11	13	9	11	9	5	2	—	2	—	—	—	—	191	1046	5,5	64

C. polyphylla. Tab. 9.

				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Blütenstände	Blüten od. Früchte	Durchschnitt	%
1. **1918**	Oberseetal	I	Blüten	–	–	2	7	5	4	5	1	–	1	–	–	–	25	111	4,4	
			Früchte	15	3	1	3	1	0	1	–	1	–	–	–	–	25	32	1,2	29
2.	„	IIa	Blüten	–	2	2	13	27	34	32	22	18	12	7	–	1	170	1003	5,9	
			Früchte	11	14	18	19	32	26	21	14	6	8	–	1	–	170	720	4,2	72
3.	„	IIb	Blüten	–	–	8	20	27	28	46	15	12	2	–	1	–	159	830	5,2	
			Früchte	24	23	23	26	22	23	12	2	4	–	–	–	–	159	468	3,0	56
4.	„	IIc	Blüten	–	–	6	13	28	37	29	12	5	1	1	–	–	132	665	5,0	
			Früchte	32	17	15	22	20	17	6	3	–	–	–	–	–	132	335	2,5	50
5.	„	V	Blüten	–	1	7	18	43	36	27	7	11	7	–	1	–	158	794	5,0	
			Früchte	60	23	24	17	20	7	3	3	1	–	–	–	–	158	284	1,9	36
6. **1920**	Buchs	III	Blüten	–	2	7	19	31	31	24	22	11	1	2	–	–	150	767	5,1	
			Früchte	10	14	26	29	27	24	10	5	3	2	–	–	–	150	518	3,5	68
7.	Oberseetal	III	Blüten	–	–	3	3	13	12	17	5	4	1	1	–	–	59	315	5,3	
			Früchte	3	2	3	10	12	9	14	4	1	1	–	–	–	59	260	4,4	83
				–	5	35	93	174	182	180	84	61	25	11	2	1	853	4485	5,3	
				155	96	110	126	134	106	67	31	16	11	–	1	–	853	2617	3,1	58

C. bulbifera. Tab. 10.

				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	..	25	Blütenstände	Blüten od. Fr.	Durchschnitt	%
1. **1919**	Brusino		Blüten. . . .	23	18	24	18	21	14	8	5	8	2	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	144	472	3,3	
			Früchte . . .	96	22	8	8	3	3	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	144	117	0,8	25
2. **1920**	Brusino		Blüten. . . .	46	15	16	27	24	29	32	23	18	11	10	7	4	2	2	2	2	—	—	—	1	—	—	1	272	1351	5,0	
			Früchte . . .	193	27	23	14	6	5	2	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	272	198	0,7	15
3.	Runkels	I	Blüten. . . .	43	5	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	52	23	0,4	
			Früchte . . .	51	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	52	2	0.04	9
4.	„	III	Blüten. . . .	118	24	19	12	10	3	2	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	194	207	1,1	
			Früchte . . .	186	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	194	8	0,04	4
4.	„	IV	Blüten. . . .	250	38	34	35	32	30	24	17	13	7	5	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	489	1016	2,1	
			Früchte . . .	416	12	12	10	12	10	11	5	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	489	274	0,6	27
6. **1921**	Runkels	I	Blüten. . . .	515	16	26	20	8	7	3	5	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	604	282	0.5	
			Früchte . . .	593	4	3	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	604	24	0,04	9
7.	„	II	Blüten. . . .	535	65	60	51	26	31	19	14	8	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	814	923	1.1	
			Früchte . . .	741	38	19	6	5	3	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	814	143	0,2	15
8.[1]	„	IV	Blüten. . . .	872	55	47	45	44	48	46	29	36	23	12	9	4	3	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1275	2011	1,6	
			Früchte . . .	1136	28	25	23	20	15	7	8	6	4	1	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1275	523	0,4	26
9.[2]	„	IV	Blüten. . . .	404	25	22	21	20	22	21	13	17	11	5	4	2	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	590	936	1,6	
			Früchte . . .	474	9	13	14	8	6	2	1	5	1	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	590	249	0,4	27
				2806	261	248	230	186	185	156	112	102	57	37	23	11	9	3	2	2	1	1	—	1	1	—	—	1434	7221	1,6	
				3939	148	104	78	54	43	25	14	14	6	5	—	2	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	4434	1538	0,3	21

1) Bulbillen nicht ausgebrochen.
2) Bulbillen ausgebrochen.

Übersicht über den Fruchtansatz. **Tab. 11.**

Art	Geringster Fruchtansatz	Größter Fruchtansatz	Mittlerer Fruchtansatz
	%	%	%
C. pinnata	29	51	41
C. pentaphylla	19	85	64
C. polyphylla	29	83	58
C. bulbifera	4	27	21

ja nur an zwei Orten gezählt wurde, und daß an diesen Standorten die Ar sich vielleicht unter ungünstigen Bedingungen befand. Es ist nicht ausgeschlossen, daß der Fruchtansatz an einzelnen Standorten in Norddeutschland, Ungarn oder im Kaukasus noch größer ist; es ist aber sehr wahrscheinlich, daß er im allgemeinen 30% nicht übersteigt, daraufhin weisen ja auch die Angaben der früher zitierten Autoren. Blütenstände mit 1—2 Blüten entwickeln nur selten Früchte, 1919 waren unter 48 fruchttragenden Sprossen keine, die nur 1—2 Blüten hatten, 1920 in Buchs unter 73 Sprossen nur deren 3. Auch solche mit drei Blüten bilden ziemlich selten Früchte. Es ergibt sich daraus, daß die Fruchtbildung bei den armblütigen Sprossen am stärksten gehemmt ist. Wenn wir eine Zusammenstellung der Blütenzahlen derjenigen Sprosse machen, die Früchte bilden (Tab. 12), so erhalten wir Zahlen, die, graphisch dargestellt, eine Kurve geben, die genau derjenigen einer anderen Art entspricht. Es zeigt sich auch hier, daß die armblütigen Sprosse, die im Gegensatz zu den übrigen Arten bei C. bulb. vorherrschen, nur sehr wenige Früchte liefern Man könnte aus der Ähnlichkeit der Kurven der reichblütigen Blütenstände von C. bulb. mit derjenigen einer anderen Art darauf schließen, daß die untersuchte Population von C. bulb. zwei Rassen enthalte, eine

Tab. 12.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	. .	25
C. bulbifera, Brusino 1920, Tab. 10/2	—	—	3	6	3	14	11	11	8	7	4	2	2	2	2	2	—	—	—	1	—	1
C. bulbifera, Runkels IV, 1921, Tab. 10/8	2	5	9	10	18	21	16	22	17	10	3	4	2	1	—	—	1	—	—	—	—	—
C. pentaphylla, Morschach, 1918, Tab. 8/1	—	—	—	2	2	8	11	8	19	14	11	9	6	5	1	2	—	1	—	1	—	—
C. polyphylla, Oberseetal II, 1918, Tab. 9/2	2	—	10	24	33	31	22	18	11	7	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

fertile, reichlicher blühende, und eine sterile mit blütenarmen und blütenlosen Sprossen. Ich zeigte aber schon bei der Besprechung der Resultate der Blütenzählungen, daß diese Annahme wenig wahrscheinlich ist. Die starke Unterdrückung der Fruchtbildung bei den blütenarmen Sprossen läßt sich leicht verstehen, wenn wir berücksichtigen, daß schon die Reduktion der Blütenzahl eine Tendenz zur Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung zeigt. Diese tritt natürlich bei der Fruchtbildung in noch verstärktem Maße in Erscheinung. Auch lassen sich weder zur Fruchtzeit noch zur Blütezeit irgendwelche morphologischen Unterschiede feststellen, die auf zwei verschiedenen Rassen hinweisen würden.

b) Samenbildung.

Bei einigen Arten führte ich Zählungen der Samen aus (Tab. 13). Die Samen der Dentaria-Arten sind ziemlich groß, sie werden durch ein rasches Aufrollen der äußeren Schotenwände ausgeschleudert. Sie lassen sich an den bald reifen Früchten leicht von außen zählen. Es zeigt sich bei den Zählungen sofort, daß C. bulb. bedeutend weniger Samen bildet, als die übrigen Arten. In den jungen Fruchtknoten finden sich meist 6—12 Samenanlagen (bei C. pol. 10—14) [1]). Am häufigsten sind bei C. bulb. 1-samige Früchte, während bei den übrigen Arten der Gipfel der Kurve bei 4—7 liegt. Auffallend ist bei C. bulb. die Zahl samenloser Früchte. Als samenlose Früchte bezeichne ich dabei diejenigen, bei denen keine Samen fertig entwickelt wurden. Ein Teil dieser Früchte besitzt dabei genau die Größe und Form 1-samiger Früchte, im Innern finden sich 1—2 degenierte Samen, die sich zweifellos nach der Befruchtung noch einige Zeit weiter entwickelt hatten. Andere Fruchtknoten, bei denen die Hemmung der Samenentwicklung früher eintrat, erreichen wohl noch die Länge normaler Früchte, sind aber bedeutend schmäler. Die zytologische Untersuchung (p. 489) zeigt, daß sich wahrscheinlich in allen Fällen eine oder mehr Samenanlagen weiter entwickeln, aber dann degenieren. Die geringe Samenzahl und das häufige Degenerieren von Samen in sich entwickelnden Fruchtknoten weist auf eine Hemmung in der Samenbildung hin, die wohl durch dieselbe Ursache bewirkt wird, wie die Reduktion der Blütenzahl und die verminderte Fruchtbildung.

Ein klares Bild über die Blüten-, Frucht- und Samenbildung ergibt die folgende Zusammenstellung:

1) Bei C. pent. führte ich keine Zählungen aus, doch ist die Samenzahl bei dieser Art mindestens so groß wie die von C. pol.

Zählungen der Samen. **Tab. 13.**

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Früchte	Samen	Durchschnitt
1. **C. pinnata,** Brusino, 1919[1])	—	—	—	3	5	11	9	10	5	10	8	7	2	—	70	519	7,4
2. „ „ 1920.	14	4	11	14	17	23	14	11	6	5	—	1	—	—	120	516	4,3
	14	4	11	17	22	34	23	21	11	15	8	8	2	—	190	1035	5,5
3. **C. polyphylla,** Oberseetal, 1919	1	—	—	4	2	4	10	4	5	1	1	—	—	—	32	187	5,9
4. „ „ 1920	6	5	7	8	9	15	15	11	7	5	10	3	3	1	105	604	5,6
5. „ Buchs, 1920	3	3	—	4	6	6	8	9	6	5	6	6	—	1	63	412	6,5
	10	8	7	16	17	25	33	24	18	11	17	9	3	2	200	1203	6,0
6. **C. bulbifera,** Brusino, 1919[1])	—	56	38	13	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	112	192	1,7
7. „ „ 1920	30	57	50	8	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	147	189	1,3
8. „ Runkels, 1920	16	46	38	23	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	129	218	1,7
	46	159	126	44	10	2	1	—	—	—	—	—	—	—	388	599	1,5

1) Bei der Zählung waren die samenlosen Früchte nicht berücksichtigt worden.

1000 Blütenstände bilden:	Blüten	Früchte	Samen
C. pinnata	11 846	4826	26 289
C. pentaphylla . . .	8 545	5476	—
C. polyphylla . . .	5 258	3068	18 454
C. bulbifera . . .	1 628	347	536

Es ergibt sich daraus einwandfrei, daß die geschlechtliche Fortpflanzung bei C. bulb. sehr stark gehemmt ist. Die Samenzahl, die von 1000 Blütenständen gebildet wird, beträgt nur noch $^1/_{34}$ derjenigen von C. pol. oder $^1/_{49}$ derjenigen von C. pin. Bei C. pent. würden sich ähnliche Verhältnisse ergeben, wie bei C. pol.

Zusammenfassung. Eine statistische Feststellung der Fruchtbildung der vier Arten: C. pinnata, pentaphylla, polyphylla und bulbifera zeigt, daß der Prozentsatz der Blüten, die sich zu Früchten entwickeln, bei C. bulbifera weitaus am geringsten ist. Die geringe Fruchtbildung ist zudem noch verbunden mit einer Hemmung der Samenbildung. Die durchschnittliche Samenzahl ist bei C. bulbifera am geringsten. In einer Anzahl Fruchtknoten degenerieren sich entwickelnde Samen im Laufe der Fruchtreife, während sich der Fruchtknoten normal ausbildet. So entstehen samenlose Früchte. Diese Erscheinung findet sich bei C. bulbifera häufiger als bei den übrigen Arten. Die Reduktion der Blütenzahl, die Verminderung der Frucht- und Samenbildung sind der Ausdruck einer Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

5. Die natürlichen Bastarde in der Sektion Dentaria.

a) Habitus und Blütenbildung.

Bastarde zwischen den Arten der Sektion Dentaria sind zum Teil schon lange bekannt. Als Bastarde bezeichne ich im Laufe der Untersuchung alle spontan entstandenen Zwischenformen, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung. Es kann sich also um F_1-, F_2-, oder noch spätere Formen handeln, oder auch um Rückkreuzungen. Bis heute wurden von den Systematikern folgende fünf Formen als Bastarde bezeichnet:

1. C. digenea (Gremli) O. E. Schulz[1]) = C. pentaphylla × pinnata.
2. C. Killiasii (Brügger) O. E. Schulz[1]) = C. pentaphylla × polyphylla.
3. C. Grafiana O. E. Schulz[1]) = C. pentaphylla × enneaphylla.
4. C. Paxiana O. E. Schulz[1]) = C. enneaphylla × glandulosa.
5. C. Degenia Janchen & Watzl[2] = C. enneaphylla × polyphylla.

1) Schulz (1903), p. 381.
2) Janchen u. Watzel (1908).

Ferner nimmt Schulz (1903, p. 314) an, daß auch Arten der Gattung Cardamine als Bastarde entstanden seien. Aus der Sektion Dentaria wäre darunter C. savensis, die Schulz als Bastard der Kombination C. amara × enneaphylla ansieht. Auffallend ist das vollständige Fehlen von Bastarden zwischen C. bulb. und einer anderen Art, obschon C. bulb. die am weitesten verbreitete Art ist. In der Schweiz finden sich z. B. am San Giorgio C. pin. und C. bulb. mehrfach am selben Standort, im Rheinthal bei Buchs C. pol. und C. bulb., in Zürcher Oberland ist C. bulb. nicht allzuweit von C. pol. und C. pent. entfernt. Gegenseitige Bestäubung von C. pin. und C. bulb. beobachtete ich 1919 bei Brusino-Arsizio, wo Schmetterlinge und Fliegen sehr häufig von den Blüten der einen Art auf die der anderen flogen [1]). C. pol. und C. bulb. weisen einen bedeutenden Unterschied in der Blütezeit auf, meist ist C. pol. schon verblüht, wenn sich die Blüten von C. bulb. erst öffnen. Doch fand ich am 28. April 1920 im Tobelbachtal bei Buchs am Sonnenhang die ersten Blüten von C. bulb. während 50 m davon an einer schattigen Stelle noch einige Exemplare von C. pol. blühten. C. pent. blüht später als C. pol., an gemeinsamen Standorten von C. pent. und C. bulb. ist wahrscheinlich gegenseitige Bestäubung häufig.

Wenn wir die Standortslisten bei Schulz (1903) durchschauen, ergibt sich, daß fast überall dort, wo zwei Dentaria-Arten zusammentreffen, auch Bastarde vorkommen. Wo solche noch nicht gefunden wurden, kann es entweder an der ungenügenden Durchforschung des Gebietes liegen, oder es sind Standorte. die nach den Angaben der Karte beieinander liegen, durch irgendein natürliches Hindernis getrennt. Der Bastard C. pol. × pin. ist bisher noch nicht bekannt, doch lassen sich nach meinen Versuchen diese beiden Arten leicht kreuzen. Beide finden sich in der Gegend des San Giorgio, doch sind die Standorte getrennt und die Blütezeit ist stark verschieden.

Am eingehendsten beschäftigte ich mich vor allem mit dem Bastard C. pent. × pol., da mir dieser an mehreren Standorten zugänglich war. Einzelne Beobachtungen machte ich auch am Bastard C. pent. × pin. Über die Entstehung dieser Bastardformen ist nichts Sicheres bekannt. Für ihre Bastardnatur spricht das Vorkommen an Orten, wo die Areale der beiden Arten C. pent. und C. pol. sich berühren, und die stark wechselnde aber im ganzen doch intermediäre Gestalt. Da die Bastarde an den verschiedenen Standorten nicht gleich

1) C. pent. und C. pol. werden vor allem durch Hummel bestäubt, auf C. bulb. und C. pin. beobachtete ich nie solche.

sind, bespreche ich die einzelnen Formen gesondert. Im Oberseetal bei Näfels fand ich den Bastard an vier Stellen inmitten eines sehr reichen, geschlossenen Bestandes von C. pol. Es gelang mir nicht, im Oberseetal Standorte von C. pent. aufzufinden, doch finden sich solche nach verschiedenen Angaben in der weiteren Umgebung. Bastarde sind auch vom Frohnalpstock bekannt, also vom gegenüberliegenden Hange des Linthtales. Im Bau des Rhizoms besteht kein bedeutender Unterschied zwischen den beiden Elternarten, das Rhizom des Bastards zeigt daher keine besondere Form. Im Habitus der Blütensprosse finden sich alle Übergänge zwischen den beiden Stammarten. Ein Teil der Formen nähert sich mehr C. pent. (als C. pent. × pol. I bezeichnet). Die Stengelblätter sind entweder gefingert wie bei C. pent., oder es sind die beiden ersten Fiederblättchen etwas nach unten gerückt, so daß das Blatt gefiedert wird. Ferner besitzen die Blätter, vor allem die grundständigen oft 6—7 Fiederblättchen. Die Blütenfarbe schwankt zwischen einem hellen Violett und dem dunkeln Violett von C. pent. Individuen mit nur fingerförmigen Blättern und dunkeln Blüten lassen sich zur Blütezeit nicht von C. pent. unterscheiden. So glaubte ich 1918 bei einigen Exemplaren an diesem Standort C. pent. vor mir zu haben und isolierte sie in Töpfe. 1919 äußerte sich aber die Bastardnatur dieser Individuen deutlich durch das Auftreten von gefiederten Laubblättern, darunter auch solchen mit 6 7 Fiederblättchen. Diese Formen, die sich mehr C. pent. nähern, sind meist bedeutend größer als die Pflanzen von C. pol., besonders zur Zeit der Fruchtreife. Das Grün der Blätter ist etwas dunkler als dasjenige von C. pol., es entspricht dem von C. pent. Der Rand der Fiederblättchen ist oft etwas gröber gesägt als bei C. pent., er erinnert so an die grobe, unregelmäßige Zähnung von C. pol. Die Zahl der Blüten dieser Form nähert sich der von C. pent., sie ist auf alle Fälle bedeutend größer als diejenige von C. pol. (vgl. Tab. 14, Zählung 1 und 2; 3 und 4; 7 und 9). Auch die Blütezeit dieser Bastarde ist intermediär. Im Oberseetal beginnen sie 1 -2 Wochen später zu blühen als C. pol., und auch die Versuchspflanzen im Garten blühten stets später als C. pol., unmittelbar vor der Blütezeit von C. pent. Da die Blütezeit der einzelnen Pflanzen meist eine Woche und mehr andauert, blühen während einer gewissen Zeit der Bastard und die Elternarten gleichzeitig. Schulz (1903, p. 381) und Schmid (1919, p. 333) kennen nur diese Form des Bastardes, die C. pent näher steht. Im Oberseetal fand ich aber auch Formen, die sich mehr C. pol. nähern (C. pent. × pol. II). Die Blätter dieser Formen sind gefiedert wie die von C. pol., doch sind

die Fiederblättchen meist etwas mehr genähert, als bei dieser Art und deuten so auf die fingerförmigen Blätter von C. pent. hin. Bei den zwei einzigen Individuen dieser Form, die ich 1918 fand, war bei je einem Blatte das unterste Fiederpaar unvollständig, während ich bei C. pol. diese Erscheinung an 100 Pflanzen, die ich daraufhin durchmusterte, nur bei einer einzigen fand. Die Größe der Pflanzen, die Form und Größe der Blüten entsprechen C. pol., nur sind die Kronblätter rötlich. Oft sind auch die Kronblätter so blaß, daß sie kaum zu unterscheiden sind vom gelblichen Ton von C. pol., doch sind sie in diesem Falle deutlich rot geädert und die Staubblätter sind rotviolett. 1919 bis 1921 fand ich beide Formen des Bastards ziemlich reichlich am selben Standort. In der Blütenzählung (Tab. 14, Nr. 5) sind sie nicht gesondert gezählt worden, in Zählung 7 und 8 wurden die beiden Formen einzeln gezählt. Es zeigte sich dabei, daß bei beiden Formen die Blütenzahl höher ist als bei C. pol., daß sich aber Form I auch in der Blütenzahl mehr C. pent nähert, Form II hingegen C. pol. Die zweite Form blüht fast gleichzeitig mit C. pol. Die beiden Formen sind aber nur zwei besonders ausgeprägte Glieder einer lückenlosen Reihe von Übergangsformen zwischen den beiden Elternarten, es findet sich keine scharfe Grenze zwischen beiden Formen, vereinzelt finden sich auch Exemplare, bei denen es schwer ist, sie in eine dieser beiden Gruppen einzureihen. Über die Ursache dieser Mannigfaltigkeit und über die Herkunft dieser Formen lassen sich nur Vermutungen äußern, da wir ja keineswegs wissen, ob wir es mit einer F_1- oder F_2-Generation zu tun haben. Die Ergebnisse Lehmanns (1918, 1919) und von Renner und Kupper (1921) die bei reziproken Artkreuzungen in der Gattung Epilobium in F_1 zwei verschiedene Formen erhielten, lassen es als möglich erscheinen, daß wir es hier mit der F_1-Generation einer reziproken Kreuzung zu tun haben. Da sich aber Zwischenformen zwischen den beiden Bastardtypen finden, glaube ich eher, daß wir es hier mit der F_2-Generation oder vielleicht mit einer Mischpopulation von F_1- und F_2-Formen zu tun haben. Es kann sich bei den F_2-Formen dabei um eine reziproke Rückkreuzung mit C. pol., oder um das Resultat einer Bestäubung des Bastards mit Bastardpollen handeln. Wir finden zudem nur den einen Elter, nämlich C. pol., am Standorte selbst. Wahrscheinlich entstanden die Bastarde also dadurch, daß von einem Standorte von C. pent. her von Hummeln Pollen von C. pent. auf die Narbe von C. pol. gebracht wurde. Die Verschiedenheit wurde dann durch Rückkreuzung oder Bastardbestäubung hervorgerufen.

C. pentaphylla × polyphylla, Oberseetal. **Tab. 14.**

				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt	Degenerierte Blüten
1. **1919**	Oberseetal	III,	C. pent. × pol. I	—	—	—	—	—	1	3	3	7	6	5	14	4	10	5	1	—	—	—	—	59	621	10,5	
2.	„		C. pol.	—	6	2	7	13	18	20	21	12	7	5	—	—	—	—				—	—	111	649	5,9	
3. **1920**	„	III,	C. pent. × pol. I	—	—	2	1	4	7	9	13	17	12	12	22	4	1	1	—	—	—	—	—	105	884	8,4	
4.	„		C. pol.	3	7	14	17	31	21	20	7	6	4	1	1	—	—	—	—			—	—	132	589	4,5	
5.	„	IV,	C. pent. × pol. I. u. II	—	—	1	6	9	14	13	11	15	7	7	2	1	—	1	—	1	—	—	—	88	598	6,9	
6.	„		C. pol.	—	2	5	11	13	13	10	8	10	1	1	2	—	—	—	—	1	—	—	—	77	415	5,4	
7. **1921**	„	IV,	C. pent. × pol. I	—	1	1	1	5	9	11	15	25	21	14	15	7	3	6	6	—	—	—	1	141	1252	8,9	90
8.	„		C. pent. × pol. II	—		—	—	2	2	3	2	2	4	5	2	—	—	—	—	—		—	—	22	174	7,9	
9.	„		C. pol.	1	1	2	1	8	14	26	26	12	7	11	6	6	1	1	—	—	—	—	—	123	882	7,2	
Total:			C. pent. × pol.	—	1	4	8	20	33	39	44	66	50	43	55	16	14	14	7	1	—	—	1	415	3529	8,5	90
			C. pol.	4	16	23	36	65	66	76	62	40	19	18	9	6	1	1	—	1	—	—	—	443	2535	5,7	

C. pentaphylla × polyphylla, Zürcher Oberland. **Tab. 15.**

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt	Degenerierte Blüten
1. **1918** Zürcher Oberland I, C. pent.	—	—	—	—	—	1	2	2	7	1	7	6	4	4	3	2	—	1	2	—	42	457	10,8	
2. „ „ I, C. pent. × pol. I	—	—	—	—	—	—	4	3	5	3	2	3	1	—	—	1	—	—	—	—	22	192	8,7	
3. „ „ II, C. pol.	—	—	—	3	2	4	3	12	8	7	6	2	1	2	—	—	—	—	—	—	50	386	7,7	
4. **1920** „ „ I, C. pent.	—	—	—	—	7	18	18	25	41	33	30	21	18	15	8	1	1	1	—	—	237	2128	9,0	
5. „ „ II. C. pent. × pol. I u. II .	—	—	—	—	—	—	1	3	3	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	9	73	8,1	
6. „ „ II, C. pol.	—	1	2	8	16	21	25	18	16	8	8	4	1	—	—	—	—	—	—	—	128	810	6,3	
Total: C. pent.	—	—	—	—	7	19	20	27	48	34	37	27	22	19	11	3	1	2	2	—	279	2585	9,3	
C. pent. × pol.	—	—	—	—	—	—	5	6	8	3	3	3	2	—	—	1	—	—	—	—	31	265	8,5	
C. pol.	—	1	2	11	18	25	28	30	24	15	14	6	2	2	—	—	—	—	—	—	178	1196	6,7	

C. pentaphylla × polyphylla, Buchs. **Tab. 16.**

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt	Degenerierte Blüten
1. **1918** Buchs II, C. pent. × pol. II	–	2	–	1	3	6	8	2	4	5	9	2	4	–	–	–	–	–	–	–	46	346	7,5	
2. „ C. pol.	–	2	7	3	5	11	10	11	9	2	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	62	347	5,6	
3. **1920** „ IV, C. pent. × pol. I	–	1	2	3	9	14	9	19	18	13	22	21	16	16	17	8	4	1	–	–	193	1858	9,6	
4. „ C. pent. × pol. II	5	4	8	18	28	53	43	47	36	27	14	13	2	–	–		–	–	–		298	1876	6,3	
5. „ C. pol.	–	4	9	19	27	34	35	38	15	16	10	3	2	–	–	–	–	–	–	–	212	1254	5,9	
6. **1921** „ IV, C. pent. × pol. I	3	3	1	12	16	14	19	29	29	42	32	21	21	6	9	5	4	–	–	1	267	2267	8,5	99
7a. „ C. pent. × pol. II	17	4	8	22	22	27	31	36	51	54	66	57	41	36	35	21	7	3	–	–	538	4856	9,0	584
7b. „ C. pent. × pol. II	42	32	15	19	21	26	28	35	40	48	62	52	36	33	25	16	5	3	–	–	538	4272	7,9	
8. „ C. pol.	–	2	3	2	4	13	20	44	42	35	34	21	20	6	2		–	–	–	–	248	2091	8,4	10
Total: C. pent. × pol.	25	14	19	56	78	114	110	133	138	141	143	114	84	58	61	34	15	4	–	1	1342	11203	8,3	683
C. pol.	–	8	19	24	36	58	65	93	66	53	46	24	22	6	2	–	–	–	–	–	522	3692	7,1	10

Im Zürcher Oberland fand ich an Hand der Publikation Kägis (1915) einen Standort, wo C. pent. und der Bastard C. pent. × pol. nebeneinander vorkommen. Ein Standort von C. pol. ist etwa 300 m weit weg, und an diesem Standort von C. pol. fand ich 1920 dann auch einige Exemplare, die alle Übergänge zwischen den Elternarten darstellten, also auch deutlich ausgeprägte Exemplare der Form II. An beiden Stellen ergaben Zählungen, daß die Blütenzahl zwischen derjenigen der Elternarten liegt (Tab. 15). 1920 war übrigens an der ersten Stelle von den Bastarden nur noch ein einziges blühendes Exemplar zu finden, während sich C. pent. anscheinend vermehrt hatte. Die Blüten der Bastarde im Oberseetal und im Zürcher Oberland waren meist normal ausgebildet, immerhin fand ich im Zürcher Oberland einen Blütenstand mit 12 Blüten, bei denen alle Fruchtknoten offen waren, so daß man die Samenlagen erkennen konnte, ferner waren die Narben verkrüppelt. Bei einer Anzahl Blüten im Oberseetal waren 1920 die Fruchtknoten klein und entwicklungsunfähig.

Bastarde fand ich dann wieder im Rheintal bei Buchs inmitten von C. pol. Von C. pent. soll sich nach den Angaben von Herrn Schnyder in Buchs ein Standort in der Nähe befinden, es gelang mir aber nicht, ihn aufzufinden. C. bulb. wächst dort stellenweise kaum 30 m von den Bastarden entfernt. Die Bastarde finden sich längs des Tobelbachs da und dort auf einer Strecke von ca. 1 km. Überall stehen sie dicht am Ufer, so daß es den Anschein hat, daß sie an einer oder zwei Stellen im Oberlaufe entstanden sind, und daß von dort aus die unteren Standorte durch angeschwemmte Rhizomstücke oder Samen besiedelt wurden. Die Bestände sind meist sehr dicht. Die Bastarde sind auch hier intermediär, meist größer als C. pol. und alle besitzen die gleiche Zähnung der Fiederblättchen wie C. pol. Auch hier lassen sich nach der Farbe der Blüten und Blätter, nach der Blattfiederung und der Blütezeit zwei Formen unterscheiden, wobei die eine mehr C. pent. gleicht (I), die andere aber C. pol. näher steht. Doch stimmen diese Formen, besonders die zweite, nicht mit denjenigen im Oberseetal überein. Die beiden Formen sind deutlich verschieden, und die Individuen einer Form zeigen nur eine geringe Variationsbreite. Das einzige schwankende Merkmal ist die Blattfiederung. Im Gegensatz zu den Bastarden im Oberseetal finden sich hier keine Übergangsformen, weder zu den Elternarten noch unter einander. Diese Gleichförmigkeit ist um so auffallender, als die Bastarde in manchen Jahren ziemlich reichlich Samen bilden, die entweder aus Selbstbestäubung, aus Bestäubung mit Bastardpollen oder aus Rück-

kreuzung mit C. pol. hervorgehen. In allen diesen Fällen wäre aber eine weitaus größere Mannigfaltigkeit zu erwarten in bezug auf Blütenfarbe, Blütenform, Zähnung der Fiederblättchen. Es ist natürlich möglich, daß die gebildeten Samen nicht keimfähig sind, doch zeigten die Versuche im Garten, daß einzelne Samen, die von Individuen von diesem Standort stammten und die aus einer Bestäubung mit Pollen von Bastarden vom Zürcher Oberlande hervorgegangen waren, keimfähig waren. Auch hier sind die Blütenzahlen der Bastarde (Tab. 16) durchwegs höher als die von C. pol. Auffallend ist nur, daß bei Zählung 7a der Durchschnitt der Form II (also der C. pol. näher stehenden) höher ist, als der von Form I. Form I besaß allerdings einen bedeutend lockereren Bestand als Form II, was sonst meist als Zeichen von ungünstigeren Bedingungen erscheint. Bei diesen Bastarden besonders bei der Form II, finden sich hier häufig Blütensprosse, welche keine Blüten mehr ausbilden. Von der Blütentraube läßt sich hier und da gar nichts mehr erkennen, so daß wir es mit einem reinen Blattsproß zu tun haben, der aber durch seinen Habitus zeigt, daß er als Blütensproß ausgebildet wurde. Meist aber finden sich noch Rudimente der Blütentraube in Gestalt eines Fortsatzes von 2—5 mm Länge an der Stelle, wo sonst die Blütentraube entspringt. Oft finden sich an diesem Fortsatz 1—3 verkümmerte Knospen. Bei anderen Bastardpflanzen ist die Blütentraube noch vollständig ausgebildet mit 1—6 Knospen, aber diese bleiben geschlossen und sterben früh ab, ihre Antheren enthalten keinen Pollen. Solche degenierende Knospen finden sich bei den Bastarden in Buchs häufig auch an Blütenständen, die äußerlich normale Blüten hervorbringen. Meist sind es die untersten Knospen einer Blütentraube, welche verkümmern, also gerade diejenigen Knospen, die zuerst aufblühen sollten. Gelegentlich sind es auch die obersten. Leider unterließ ich es 1920, sie besonders zu zählen, doch fanden sie sich an manchen Stellen wohl bei einem Drittel der Form C. pent. × pol. II. 1921 waren es 12% aller Blüten der Form II (Tab. 16, Zählung 7a). Auch bei den Bastarden im Oberseetal zeigte sich diese Erscheinung, doch weniger häufig. Diese Degeneration einzelner Knospen findet sich auch bei C. pol., aber in bedeutend geringerem Maße (Tab. 16, Zählung 8). Sie ist ziemlich häufig bei C. pin., doch sind es bei dieser Art vor allem die obersten, jüngsten Knospen von sehr reichblütigen Blütenständen, so daß wir annehmen können, die Erscheinung sei hier ernährungsphysiologisch bedingt. Sprosse, bei denen die ganze Blütentraube verkümmert, finden sich auch bei C. pol. (Tab. 14, Zählung 4 und 9), doch weniger häufig als dies bei C. pent.

×pol. in Buchs der Fall ist. Tab. 16, Zählung 7b ist eine Modifikation von Zählung 7a. Ich habe in 7b die 584 degenerierenden Blütenknospen nicht mitgezählt. Der Durchschnitt sinkt dadurch von 9,0 auf 7,9 und kommt dadurch, wenn auch nur wenig, unter den Durchschnitt von C. pent.×pol. I. Interessant ist nun aber vor allem die Verteilung auf die einzelnen Blütenzahlen. Eine graphische Darstellung ergäbe eine Kurve, die einen Nebengipfel bei 0 und einem Hauptgipfel bei 10 aufwiese, also eine Kurve, die sich derjenigen von C. bulb. nähert. Nur liegt bei C. bulb. der Hauptgipfel bei 0 und ein Nebengipfel auf einer höheren Zahl. In Buchs sind C. pol. und C. pent. × pol. häufig von einem Pilz: Puccinia Dentariae (Alb. et Schwein.) Fuckel[1]) befallen. Dabei hat es den Anschein, als ob die Bastardpflanzen leichter befallen werden, als C. pol.

Der Bastard C. pent.×pin. zeigt ebenfalls eine mittlere Form zwischen den beiden Elternarten; in der Beblätterung weist er dieselben Eigentümlichkeiten auf wie der Bastard C. pent.×pol., sein Rhizom hält die Mitte zwischen dem gedrungenen, dicken Rhizom von C. pin. und dem etwas schlankeren, längeren von C. pent. Auch die Blütenzahl ist intermediär, was aus einer Zählung hervorgeht, die Herr stud. Graber in Travers in verdankenswerter Weise für mich ausführte. (Ich hatte im Mai mit ihm zusammen im Creux du Van umsonst nach Bastarden gesucht). (Tab. 19, Zählung 1, 3, 5). Bei Versuchspflanzen C. pent.×pin. zeigte sich 1920 und 1921 ebenfalls die Erscheinung, daß sich bei einzelnen Sprossen die untersten Knospen nicht öffneten, Eine interessante Erscheinung weisen Dentariabastarde im botanischen Garten der Universität Zürich auf. Es finden sich dort eine Anzahl Pflanzen von C. pin., pent., pol., bulb., vom Bastard C. pent.×pin. und einige Exemplare eines wohl hier spontan entstandenen Bastards von dem ich nicht sicher entscheiden kann, ob er aus der Kreuzung C. pent.×pol. oder C. pent.×pin. hervorgegangen ist. Er scheint mir eher C. pent.×pin zu entsprechen. Alle Pflanzen der Dentariaarten stehen hier beieinander, sie bilden eine Population, wie sie sich an gemeinsamen Standorten von zwei oder mehr Arten häufig findet. Ich führte hier 1919 und 1920 Blütenzählungen aus (Tab. 17). Die Resultate der Zählungen bei den reinen Arten stimmen im wesentlichen mit den Zählungen an den natürlichen Standorten überein, wir haben eine absteigende Reihe, in der Folge C. pin., pent., pol., bulb., wobei

1) Durch Vermittlung von Herrn Prof. Schinz in Zürich bestimmt durch Herrn Dr. Mayor in Perreux.

Botanischer Garten Zürich. **Tab. 17.**

		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	..	31	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt
1. C. pinnata,	1919	—	—	—	1	—	—	—	—	1	1	1	2	1	1	2	3	2	3	1	1	2	1	—	2	—	1			26	402	15,4
2.	1920	—	—	—	—	1	—	2	2	1	2	2	—	4	1	3	4	1	4	3	2	1	—	—	—	—	—	—	1	34	466	13,7
3. C. pentaphylla,	1919		-	1	—	2	3	3	7	6	8	4	5	5	6	3	3	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—		—	60	600	10,0
4.	1920		1	4	6	15	16	18	24	22	11	8	7	7	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	141	986	7,0
5. C. polyphylla,	1919	—	—	—	—	—	1	1	1	4	2	2	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	160	9,4
6.	1920	—	—		—	2	3	4	1	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	113	7,5
7. C. bulbifera,	1919	2	1	1	—	2	-	1	—	3	1	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	96	6,5
8.	1920	6	—	2	4	2	4	2	4	—	—	1	1	—	-	—	-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	95	3,7
9. C. pent. × pin. I,	1919	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	1	—	—	2	—	-	1	-	-	—	—	—	—	-	—	-	—	—	7	70	10,0
10.	1920	2	—	—	1	1	1	1	4	1	-	4	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16	109	6,8
11. C. pent. × pin. II,	1919	5	2	1	2	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	21	1,7
12.	1920	11	4	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18	17	0,9

			0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Blütenstände od. Früchte	Blüten Früchte Samen	Durchschnitt	%
1.	**1920** Oberseetal III, C. pent. × pol. I,	Blüten	—	1	2	2	2	3	4	6	10	12	6	6	6	1	—	—	—	—	61	499	8,2	
2.		Früchte	26	9	8	8	2	4	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	61	104	1,7	21
3.		Samen	26	19	36	13	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	156	1,6	
4.	„ C. pol.,	Blüten	—	—	3	3	13	12	17	5	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	59	315	5,3	
5.		Früchte	3	2	3	10	12	9	14	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	59	260	4,4	83
6.		Samen	6	5	7	8	9	15	15	11	7	5	10	3	3	1	—	—	—	—	105	604	5,8	
7.	**1921** Oberseetal III, C. pent. × pol. I,	Blüten	—	—	—	—	—	3	1	3	1	5	7	5	8	9	1	4	1	1	49	540	11,0	
8.		Früchte	33	8	—	6	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	49	39	0,8	7
9.		Samen	11	13	13	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39	46	1,2	
10.	**1920** Buchs IV, C. pent. × pol. I u. II,	Blüten	—	1	3	6	6	9	11	12	17	5	5	5	3	2	2	1	—	—	88	635	7,2	
11.		Früchte	52	10	7	4	6	4	—	1	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	88	122	1,4	19
12.		Samen	26	46	27	8	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	111	146	1,3	
13.	„ C. pol.	Blüten	—	—	3	2	4	6	7	8	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	37	215	5,8	
14.		Früchte	8	3	5	2	5	8	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37	119	3,2	55
15.		Samen	3	3	—	4	6	6	8	9	6	5	6	6	—	1	—	—	—	—	63	412	6,5	
	Total: C. pent. × pol.,	Blüten	—	2	5	8	8	15	16	21	28	22	18	16	17	12	3	5	1	1	198	1674	8,5	
		Früchte	111	27	15	18	9	8	2	2	2	4	—	—	—	—	—	—	—	—	198	265	1,3	16
		Samen	63	78	76	22	6	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	250	348	1,4	
	C. poplyphylla,	Blüten	—	—	6	5	17	18	24	13	8	4	1	—	—	—	—	—	—	—	96	530	5,5	
		Früchte	11	5	8	12	17	17	17	6	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	96	379	3,9	72
		Samen	9	8	7	12	15	21	23	20	13	10	16	9	3	2	—	—	—	—	168	1016	6,0	

einzig C. pol. 1920 einen etwas höheren Durchschnitt aufweist als C. pent. Ferner sind, wie bei den Zählungen an den meisten Standorten die Durchschnittszahlen 1920 etwas niedriger als 1919. Bei allen Arten erhalten wir eher höhere Zahlen, als der Durchschnitt der Zählungen an den natürlichen Standorten ergibt, so daß wir annehmen müssen, daß die Bedingungen hier denen eines günstigen natürlichen Standortes entsprechen. Bei den einen Bastardpflanzen (1) erhalten wir Blütenzahlen, die ziemlich genau denen von C. pent. entsprechen. Beim Vorhandensein von mehr Individuen würde wahrscheinlich eine Zahl erreicht, die eher etwas höher läge, also zwischen C. pent. und C. pin., so daß dieses Resultat mit den Zählungen beim Bastard C. pent. × pol. übereinstimmen würde. Dem gegenüber ist das Verhalten eines Busches von Bastardpflanzen (II) sehr auffallend, bei dem der Durchschnitt der beiden Jahre trotz sehr üppiger vegetativer Ausbildung ganz gering ist. Die Sprosse dieses Busches entstammen wohl alle dem gleichen Rhizom. Auffallend ist vor allem die große Zahl blütenloser Sprosse. Wir finden dabei entweder nur Rudimente der Blütentraube, zum Teil noch mit kleinen, degenerierten Knospen, oder es läßt sich gar nichts mehr vom Blütenstand erkennen (Fig. 3b, p. 416). An dessen Stelle finden sich dann Blätter mit 2—3 Fiederblättchen. Die meisten Blüten dieses Bastards II besaßen verkrüppelte Fruchtknoten, ebenso einige Blüten der Form I.

Tab. 19. Creux du Van 1918

	Blüten. Früchte	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Blütenstände	Blüten oder Früchte	Durchschnitt	♂
1. C. pinnata.	Blüten.																																				
♀	Früchte			2	1	3	8	5	7	8	5		4	3	3	1	1	3	1	2														23	1530	66,5	23
3. C. pent. × pin.	Blüten.			9	1	1			1																									11	138	12,5	11
4.	Früchte			1	1										1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23	299	13,0	23
5. C. pentaphylla.	Blüten.																																				
♀	Früchte																																				

b) Die Frucht- und Samenbildung der Bastarde.

Im Sommer 1918 fand ich an den Standorten des Bastards C. pent. × pol. keine Früchte, doch kannte ich damals nur geringe Bestände dieses Mischlings. 1919 erhielt ich an den Versuchspflanzen von Buchs einige Früchte. Ferner fand ich solche an Bastarden im Oberseetal. 1920 fand ich im Oberseetal wieder Fruchtbildung (nur bei der Form I), und in diesem Jahre auch reichlich im Tobelbachtal bei Buchs. Die Tab. 18 gibt die Resultate von Zählungen an diesen Standorten. Zum Vergleiche wurde an beiden Standorten auch die Fruchtbildung von C. pol. festgestellt. Als Nachtrag zu Tab. 18 ist noch beizufügen, daß am Standorte in Buchs IV 1921 der Fruchtansatz so gering war, daß es sich nicht lohnte, eine Zählung auszuführen. Am ganzen Standorte, wo mindestens 1000 Bastardpflanzen geblüht hatten, fand ich nur ganz wenige Früchte, während im Vorjahre (Zählung II) ca. 19 % der Blüten Früchte gebildet hatten. Wenn alle Zählungen auch an verhältnismäßig geringem Material ausgeführt wurden, so lassen sich daraus doch folgende Schlüsse ziehen: Die Fruchtbildung der Bastarde C. pent. × pol. ist gegenüber den Elternarten bedeutend vermindert, weniger als 30 % der Blüten entwickeln Früchte. Die Früchte der Bastarde I im Oberseetal weisen dabei eine bedeutend größere Länge auf, als diejenigen von C. pol., schon die samenlosen Früchte werden bis 5 cm lang, 1-samige bis 7 cm, während 6 7-samige Früchte von C. pol. selten über 6 cm lang werden. Parallel mit der Hemmung der Fruchtbildung geht eine Verminderung der Samenzahl gegenüber den Elternarten. Früchte, die keine fertig entwickelten Samen enthalten, finden sich ziemlich reichlich. Sie sind meist bedeutend dünner als samenhaltige.

Über die Fruchtbildung beim Bastard C. pent. × pin. schreibt Schulz (1903, p. 381) „Flores steriles", Schmid (1919, p. 333) hingegen „manchmal so normal wie die Eltern fruktifizierend". Die Fertilität scheint daher auch hier je nach dem Standort und der Witterung stark zu variieren. So fand Graber 1918 nur geringen Fruchtansatz (Tab. 19), während 1919 die Bastarde der Form I im botanischen Garten verhältnismäßig reichlich Früchte ansetzten.

Von den weiteren Bastardkombinationen ist folgendes bekannt C. pentaphylla × enneaphylla: (Schulz, 1903, p. 383; Schmid 1919, p. 333) intermediäre Stellung in den vegetativen Organen und den Blüten, (wechselständige Anordnung der Blätter wie C. pent.; drei Fiederblättchen wie C. enneaphylla; Blütenfarbe heller als bei C. pent.; Blütenstand aufrecht wie C. pent.), wahrscheinlich steril.

C. glandulosa × enneaphylla (selbe Autoren): Rhizom intermediär, Stengelblätter größer als bei C. glandulosa, Blütentraube aufrecht wie bei C. glandulosa, Blüten rosa. Im ganzen also intermediäre Stellung, wahrscheinlich steril.

C. polyphylla × enneaphylla (Janchen et Watzl, 1908); Blätter meist gefiedert, selten genau fingerförmig, Zähnung unregelmäßig, groß, wie bei C. polyphylla. Gestalt also auch hier intermediär. Steril.

Zusammenfassung. Wo das Areal von zwei Arten der Sektion Dentaria zusammentrifft, finden sich meist auch Bastarde. Dagegen sind noch keine Bastarde zwischen C. bulbifera und einer der übrigen Arten bekannt. Die natürlichen Dentariabastarde (Nachkommen von Rückkreuzungen inbegriffen) stehen zwischen den Elternarten in der Form der vegetativen Organe, insbesondere der Blätter, in der Blütezeit, in der Form, Farbe und meist auch in der Zahl der Blüten. Es finden sich dabei alle Übergänge zwischen den beiden Elternarten. Häufig zeigen die Bastarde gegenüber den Eltern luxurierende Gestalt. Der Fruchtansatz ist geringer als bei den Elternarten, damit parallel geht eine Reduktion der Samenbildung bis zur vollständigen Unterdrückung der Samenbildung in sich entwickelnden Früchten. Ziemlich häufig treten Hemmungen in der Blütenbildung auf, wie Degeneration von Knospen, Reduktion der Zahl der Blüten bis zur vollständigen Unterdrückung der Blütenbildung, abnormale Ausbildung der Fruchtknoten, Taubheit der Antheren. An Stelle von ausgebildeten Blütentrauben können Laubblattbildungen auftreten.

6. Die Hypothese vom hybriden Ursprung von C. bulbifera und die spontanen Dentariabastarde.

Aus dem vorhergehenden Abschnitte ergeben sich für die Bastarde folgende charakteristische Merkmale: a) Intermediäre Gestalt zwischen den Elternarten, b) Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

a) Wenn wir für C. bulb. hybriden Ursprung annehmen, drängt sich in erster Linie die Frage nach den Elternarten auf. Da die Dentariabastarde in ihrem Habitus zwischen den Elternarten stehen, handelt es sich vor allem darum, unter den heute existierenden Dentariaarten zwei Formen zu suchen, durch deren Kombination eine Form entstehen könnte, die C. bulb. gleicht. Im Bau des Rhizoms steht C. bulb. zwischen der rot-violett blühenden C. glandulosa, die ein dünnes, langes Rhizom besitzt und der gelblich blühenden C. pol. oder

der weißen C. pin., die beide ein derberes, kürzeres Rhizom besitzen. Diese Kombination würde zugleich auch die schwankende Blütenfarbe von C. bulb. erklären. Die Form der Laubblätter und ihre spiralige Anordnung am Stengel wäre von der gefiederten, weißblühenden Art übernommen worden, von C. glandulosa könnten einige der oberen dreiteiligen Laubblätter herstammen. Da das Areal von C. glandulosa dasjenige der beiden anderen Arten nirgends berührt, sind keine Bastarde bekannt, doch sind alle drei Arten zur Bastardbildung befähigt. Die Areale von C. pol. und C. glandulosa kommen sich in Österreich und der Krain verhältnismäßig nahe. In morphologischer Beziehung stellen sich dieser Annahme einige Schwierigkeiten entgegen. Vor allem wäre die Beblätterung im oberen Teile des Stengels von C. bulb. als eine vollständige Neubildung gegenüber den Elternarten zu betrachten. Für diese Beblätterung nimmt Ernst (1918, p. 497) folgendes an: „Wahrscheinlich sind aber nur die unteren fiederschnittigen und häufig ebenfalls dicht übereinanderstehenden Blätter mit den Laubblättern der anderen Arten zu vergleichen. Die oberen einfachen Blätter scheinen mir bereits dem überverlängerten Blütenstand anzugehören. Sie sind durch Zwischenformen mit den Tragblättern der Blüten verbunden und wohl selber als starkentwickelte Tragblätter aufzufassen, in deren Achsel keine Blüten, sondern nur mehr Bulbillen zur Entwicklung kommen.“ Für diese Auffassung, daß wir es hier mit einem überverlängerten Blütenstand zu tun haben, spricht der Umstand, daß gerade der Blütenstand bei manchen Bastardpflanzen stark verändert ist gegenüber den Elternarten, allerdings im Sinne einer Reduktion. Dagegen stehen der Deutung der oberen, einfachen Blätter als Tragblätter von Blüten einige Bedenken gegenüber. Bei der Entwicklung des Blütenstandes werden allerdings bei einem Teil der Blüten von C. bulb. Tragblätter angelegt, sie degenerieren aber frühzeitig. Weder C. bulb., noch eine der übrigen Arten zeigt zur Blütezeit Tragblätter. Wir müßten daher annehmen, daß durch die Unterdrückung der Blüten und die dadurch hervorgerufene Bulbillenbildung die Entwicklung der Tragblätter gefördert wurde und zugleich Übergangsformen zu den unteren Laubblättern entstanden. Dabei dürfen wir aber nicht außer acht lassen, daß die Bulbillen nicht einfach die Stelle der Blüten einnehmen, sondern sich auch in den Achseln der unteren Laubblätter finden. Als analoge Erscheinung zu dieser Beblätterung sind vielleicht die im Abschnitt über die Bastarde beschriebenen, durch hybriden Ursprung verursachten Blattbildungen an Stelle der Blütentraube beim Bastard C. pent. × pin. II im botanischen Garten Zürich

zu betrachten, doch sind die morphologischen Unterschiede der beiden Formen zu groß, als daß sich eine Gleichsetzung ohne weiteres rechtfertigen ließe. Als Neubildungen sind auch die Bulbillen zu betrachten. Ob sie sofort als Neubildung infolge der Kreuzung auftraten, oder ob sie erst im Laufe der Zeit erworben wurden, als Korrelation zu der durch die Hybridisation verursachte Verminderung der Fertilität, läßt sich nicht entscheiden. Gegen den Ursprung aus einer Kreuzung zwischen C. glandulosa und einer der beiden genannten Arten spricht auch die Blütengröße, die Blüten von C. bulb. sind ziemlich kleiner als diejenigen der drei Arten. Auffallend bei C. bulb. ist ferner die große Konstanz in der Blattfiederung, die beim Bastard C. pent. × pol. auch beim selben Individuum schwankend ist.

Eine weitere Kombination, aus der für C. bulb. eine intermediäre Stellung resultieren würde, wäre die Kreuzung von C. quinquefolia, die violett bis rosa blüht mit einer weiß oder gelb blühenden Art. C. quinquefolia ist mir nur aus Herbarexemplaren bekannt. Die Blätter dieser Art gleichen in Form und Größe den unteren Stengelblättern von C. bulb. Die Rhizome der beiden Arten sind ungefähr gleich dick, die Blüten etwa gleich groß. Schulz schreibt (1903, p. 359): „Ferner werden hin und wieder auch Rhizomsprosse in den Achseln der Stengelblätter beobachtet. Diese wachsen, so bald sich der Stengel nach der Fruchtzeit umlegt, zu neuen Pflanzen heran". Wir hätten bei dieser Art also auch schon eine fakultative ungeschlechtliche Vermehrung, die Ähnlichkeit mit der obligat ungeschlechtlichen Fortpflanzung von C. bulb. hat. Ihre Früchte sind bedeutend größer als die von C. bulb. Das Verbreitungsgebiet von C. quinquefolia erstreckt sich vom Kaukasus nach Kleinasien, nach Südwestrußland und der Ukraine. Es berührt die Areale von C. bipinnata und C. microphylla im Kaukasus und nähert sich demjenigen von C. glandulosa in der Ukraine. Es wäre möglich, daß C. bulb. ein Bastard zwischen C. quinquefolia und einer dieser Arten wäre, der sich C. quinquefolia stark nähert. Aber auch bei einer solchen Kombination wären die Beblätterung des oberen Stengelteiles und das regelmäßige Auftreten von Bulbillen als Neubildungen zu betrachten. Bastarde zwischen C. quinquefolia und einer anderen Art sind leider bisher keine bekannt.

Wir dürfen bei dieser Vergleichung von C. bulb. mit den natürlichen Bastarden innerhalb der Gattung Dentaria nicht vergessen, daß Artbastarde durchaus nicht immer intermediäre Formen aufweisen, sondern daß in der F_2-Generation Formen auftreten können, die von den beiden Eltern bedeutend abweichen, und die daher als Neubildungen

bezeichnet werden müssen. Ein Beispiel dafür sind die Nachkommen der von Baur (1919, p. 225) erzeugten Kreuzung Antirrhinum majus × A. molle, über die er schreibt: „Blütenformen, wie die in Fig. 82 *g-m* dargestellten, kommen weder bei A. majus noch bei A. molle, ja sogar überhaupt bei keiner anderen Antirrhinum-Spezies vor, und wir finden ähnliche Formen nur in ganz anderen Scrophulariaceen-Gattungen". Ähnliche Ergebnisse erhielten Renner und Kupper (1921, p. 205) auch bei Artkreuzungen in der Gattung Epilobium. Bei den untersuchten Dentariabastarden ließe sich vielleicht die Blattbildung an Stelle des Blütensprosses bei einzelnen Individuen der Kombination C. pent. × pin. in diesem Sinne deuten. Es wäre also durchaus möglich, daß die erwähnten Abweichungen von der intermediären Gestalt bei C. bulb. gegenüber den anderen Dentariaarten als solche Neubildungen infolge hybriden Ursprunges zu betrachten wären. Es ist möglich, daß die Kreuzungsversuche hier Auskunft geben werden. Die weitere Annahme, die Ernst (1918, p. 498) gegenüber der vorhin erörterten intermediären Stellung für aussichtsreicher hält, daß nämlich „die jetzige sterile und bulbillenbildende Form als einseitiger Bastard zwischen einer früher verbreiteten, jetzt aber wahrscheinlich nur noch lokal vorkommenden fertilen Stammart und einer der genannten weiß oder gelb blühenden Arten aufzufassen ist", scheint mir auf Grund der vorausgehenden Untersuchungen über die Fertilität von C. bulb. eher weniger wahrscheinlich. Diese Annahme beruht auf den Angaben von Schulz (1903), wonach C. bulb. nur an ganz vereinzelten Orten fertil vorkomme. Nach den Ergebnissen meiner Untersuchung ist es nun wahrscheinlicher, daß C. bulb. an den meisten Standorten in geringem Grade fertil ist, und also keine zwingenden Gründe für die Annahme einer fertilen und einer sterilen Rasse bestehen. Außerdem besteht natürlich noch die bei der Besprechung der geographischen Verbreitung erwähnte Möglichkeit, daß C. bulb. ein Bastard von zwei ausgestorbenen Arten wäre.

b) Eine weitgehende Übereinstimmung zwischen C. bulb. und den spontanen Dentariabastarden besteht in bezug auf die Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Bei beiden ist der Fruchtansatz ungefähr gleich reduziert, und parallel mit der Unterdrückung der Fruchtbildung geht eine Hemmung der Samenbildung. Die Tendenz zur Reduktion der Blütenzahl, die bei C. bulb. so auffallend ist, findet sich auch bei manchen Bastardpflanzen. Sowohl bei C. bulb. als auch beim Bastard C. pent. × pol. geht die Reduktion bis zur vollständigen

Unterdrückung der Blütenbildung[1]). Während aber bei C. bulb. die blütenlosen Sprosse an allen Standorten in beträchtlicher Anzahl vorkommen, zeigen die Bastarde da bedeutende Unterschiede. An den einen Standorten finden sie sich nur vereinzelt, an anderen häufiger, gelegentlich bilden sie die Mehrzahl aller Sprosse (C. pent.×pin. II im botanischen Garten). Ich möchte dabei nochmals darauf hinweisen, daß die verschiedenen Zwischenformen, die ich als Bastarde bezeichne, wohl nicht nur der F_1-Generation angehören, sondern daß damit auch Nachkommen einer späteren Generation oder einer Rückkreuzung gemeint sind. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen beruhen wohl auf dieser genetischen Verschiedenheit.

Bei C. bulb. finden sich häufig kleine entwicklungsunfähige Fruchtknoten und gelegentlich taube Antheren. Analoge Erscheinungen finden sich auch bei den Bastarden. Die rudimentären kleinen Knöspchen in manchen Blütenständen oder an blütenlosen Sprossen von C. bulb. können trotz des bedeutenden Größenunterschiedes als analoge Erscheinung zu den frühzeitig degenerierenden Knospen bei den Bastarden gedeutet werden, wobei die Reduktion bei C. bulb. bedeutend weiter vorgeschritten ist[2]). Eine weitere, allerdings noch wenig untersuchte Übereinstimmung zwischen den natürlichen Bastarden und C. bulb. fand ich bei der Untersuchung der Samen. In der Cruciferen-Systematik wird die Lage der Keimblätter zum Keimwürzelchen häufig zur Unterscheidung von Gruppen benutzt. Die Untersuchungen von Hannig (1904, 1906) Solms-Laubach (1906), Calestani (1908) haben gezeigt, daß dies oft zu Unrecht geschieht, denn gerade die Dentariaarten weisen hier oft Unregelmäßigkeiten auf. So ist bei C. bulb. ein Teil der Keimlinge typisch pleurorrhiz wie diejenigen von C. pin., pent. und pol. Ein anderer Teil aber ist deutlich notorrhiz. Ich fand bei je ca. 50 untersuchten Samen von C. pent., pin. und pol. keine notorrhizen Keimlinge, wohl aber vereinzelte beim Bastard C. pent×

1) Jost (1913, p. 516) gibt an, daß auch bei manchen Rhododendron- und Epilobiumbastarden die Sterilität so weit geht, daß keine Blüten mehr gebildet werden.

2) Es ist allerdings noch darauf hinzuweisen, daß auch bei normalen Arten sich unter ungünstigen Bedingungen solche Degenerationserscheinungen zeigen, wie das schon erwähnte Vorkommen von kleinen oder verkrüppelten Fruchtknoten oder Mißbildungen der Blütenhülle bei Versuchspflanzen von C. pin., die durch die Kultur litten. Es liegt aber kein Grund zu der Annahme vor, daß C. bulb. sich an den meisten ihrer Standorte unter ungünstigen Bedingungen befinde. Selbstverständlich fördern ungünstige Bedingungen diese Erscheinungen, aber sie finden sich auch an anscheinend günstigen Standorten, wenn auch in geringerem Maße.

pol. Doch stand mir 1920 u. 1921 zu wenig Samenmaterial zur Verfügung, als daß ich eine zahlenmäßige Feststellung hätte machen können.

Zusammenfassung. Die Auffassung von C. bulbifera als eines intermediären Bastardes zwischen zwei heutigen Dentariaarten gibt uns zunächst noch keine sicheren Anhaltspunkte zur Feststellung der eventuellen Elternarten. Die oberen Stengelblätter von C. bulbifera und ihre Bulbillenbildung sind gegenüber den anderen Arten als Neubildungen zu betrachten. Als analoge Erscheinung zu dieser Beblätterung könnte das gelegentliche Auftreten von Blattbildungen an Stelle der Blütentraube bei einzelnen Individuen des Bastards C. pent.×pin. in Betracht kommen. Bulbillenähnliche Bildungen finden sich fakultativ bei der C. bulbifera auch in anderen Merkmalen nahe stehenden Art C. quinquefolia. Die Hemmungen in der Fertilität bei den spontanen Bastarden und bei C. bulbifera zeigen eine Anzahl Übereinstimmungen, die auch für C. bulbifera hybriden Ursprung möglich erscheinen lassen: Tendenz zur Reduktion der Blütenzahl und zur Degeneration einzelner Blütenteile, unbeständige Lagerung der Keimblätter in den Samen.

II. Kreuzungs- und Befruchtungsversuche.

Der direkte Beweis für den hybriden Ursprung von C. bulb. wäre natürlich die Neuerzeugung dieser Art durch Kreuzung. Es erscheint aber in Anbetracht der Beobachtungen an den natürlichen Dentariabastarden wenig wahrscheinlich, daß dies innerhalb des Artenkreises, mit welchem wir uns bisher beschäftigten, gelingen wird. Künstliche Kreuzungen können uns aber doch wichtige Hinweise über die Entstehung dieser Art liefern. In erster Linie geben sie uns über die Kreuzungsmöglichkeit der verschiedenen Arten sichere Auskunft und liefern uns Bastarde, deren Entstehung wir sicher kennen. Ferner ist es möglich, daß bei solchen Bastarden Neubildungen auftreten, die den Besonderheiten im Habitus von C. bulb. entsprechen, z. B. analoge Blattbildungen zu den oberen Stengelblättern von C. bulb., oder im Zusammenhange mit weitgehender Sterilität obligate Ausbildung von Organen zur ungeschlechtlichen Vermehrung, die den Bulbillen gleichzusetzen wären. Kreuzungsversuche mit Dentariaarten haben aber den großen Nachteil, daß sie eine lange Zeit erfordern. Die Keimung der Samen erfolgt meist erst im Beginn der folgenden Vegetationsperiode, und erst im dritten Sommer nach der Keimung bilden sich die ersten Blütensprosse.

Ich führte in den Jahren 1918—1921 im Versuchsgarten des Instituts für allgemeine Botanik der Universität Zürich eine Anzahl Kreuzungs- und Befruchtungsversuche mit den vier bei uns vorkommenden Arten aus. Die Pflanzen wurden in Töpfen in Laub- oder Komposterde gezogen. C. pent. und C. bulb. gedeihen in der Kultur gut, während C. pol. und vor allem C. pin. meist etwas kleiner bleiben als an den Standorten. Die Blütentrauben wurden in Säcke aus lichtdurchlässigem Papier eingehüllt nach der Methode, die E. de Vries (1919, p. 25) für ihre Primula-Kreuzungen befolgte. Der untere Abschluß der Papierdüten erfolgte durch Umwickeln mit feinem Draht. Die Bestäubung erfolgte durch Berührung der Narben der weiblich benutzten Art mit einer Anthere der männlich verwendeten Blüte. Die Pinzette wurde nach jeder Bestäubung mit 92% Alkohol, der eine sofortige Schrumpfung des Pollens zur Folge hatte, gereinigt. 2—3 Wochen nach der Kreuzung, sobald sich der Fruchtansatz sicher feststellen ließ, wurden die Säcke entfernt. Die Früchte wurden kurz vor dem Aufspringen einzeln eingebunden und an der Pflanze belassen, bis sich die Schoten öffneten. Die Resultate dieser Versuche sind in den Tabellen 20 25 zusammengestellt. Die Tabellen geben uns in der ersten Kolonne das Versuchsjahr, dann die Zahl der verwendeten unkastrierten (♂) und kastrierten (♀) Blüten, dann die Zahl der Früchte mit Samen, die daraus hervorgehen, die Zahl der samenlosen Früchte, ferner noch die Gesamtzahl der Samen und die durchschnittliche Samenzahl pro Frucht. Vom Jahre 1921 wurde die Samenzahl leider nicht festgestellt, der Durchschnitt wurde daher meist nur von den Ergebnissen der Jahre 1918—1920 genommen. Bei C. bulb. wurden bei einem Teil der Pflanzen die Bulbillen vor oder zur Blütezeit entfernt, um festzustellen, ob dadurch eine Förderung der Fruchtbildung stattfinde, diese Blüten wurden mit „Bulbillen —“ bezeichnet, die übrigen mit „Bulbillen +“.

Die Samen wurden sofort nach der Ernte (Ende Juni bis Ende Juli) in Laub- oder Komposterde gebracht und im Freien gelassen. 1918 versuchte ich, einen Teil der Samen auf feuchtem Filtrierpapier auf der Terrasse des Instituts keimen zu lassen, um die Keimung verfolgen zu können und eine einfache Kontrolle über die Keimfähigkeit zu haben. Die Samen keimten aber nicht, erst als ich sie 1920 in Erde verpflanzte, entwickelten sie sich weiter. Einzelne Samen keimen schon im Spätherbst des gleichen Jahres, die meisten aber erst im Beginn der folgenden Vegetationsperiode. Hie und da finden sich im Herbst beim Umtopfen der Keimlinge noch ungekeimte Samen, die

sich erst im folgenden Jahr entwickeln. Die Keimfähigkeit der Samen ist ganz verschieden; während sich in manchen Fällen alle Samen einer Frucht weiter entwickeln, geht in anderen Fällen die Hälfte zugrunde. Die Zahlen sind aber zu gering, als daß sich eine Vergleichung der Keimung von Samen der legitimen Bestäubungen mit denen der Kreuzungen durchführen ließe. Die Keimung der Samen der verschiedenen Arten erfolgt nicht genau gleich, ich werde sie deshalb bei der Besprechung der legitimen Befruchtungen kurz besprechen, da sich bei der Keimung der Samen von Kreuzungen oft intermediäre Formen finden.

a) Selbstbestäubung und Kontrollblüten.

C. pentaphylla. Beim Beginn meiner Versuche nahm ich, gestützt auf die Vorversuche von Herrn Prof. Ernst (1918, p. 499) an, daß C. pent. selbststeril sei. Ich erhielt aber schon 1918 von den 26 selbstbestäubten und den 93 Kontrollblüten sechs Früchte. Ich betrachtete diese jedoch als Versuchsfehler, um so mehr, als sie sich an Pflanzen fanden, die kurz vor dem Aufblühen am Standorte in Morschach ausgehoben worden waren. Die Knospen schienen zwar noch geschlossen zu sein beim Ausgraben, aber Beobachtungen an jenem Standorte hatten mir gezeigt, daß Hummeln auch noch fast geschlossene Blüten besuchen und dort einfach Kron- und Kelchblätter auseinander drängen. Die Resultate von 1919 (77 selbstbestäubte Blüten lieferten 10 Früchte, 146 Kontrollblüten 5 Früchte) zeigten aber unzweifelhaft, daß C. pent. nicht selbststeril ist sondern daß ein geringer Teil der Blüten bei Selbstbestäubung Früchte ansetzt. Ob die Samenzahl bei Selbstbestäubung wirklich geringer ist, als bei legitimer Bestäubung, läßt sich wegen der geringen Zahl der Früchte nicht sicher erkennen, der Durchschnitt der Früchte aus Kontrollblüten spricht eher gegen eine solche Annahme. Nachdem es sich gezeigt hatte, daß Selbstbestäubung Fruchtansatz bewirken kann, waren bei den Kontrollblüten auch Früchte zu erwarten, da ja spontane Selbstbestäubung bei den vier untersuchten Dentariaarten häufig ist (vgl. p. 401).

C. polyphylla. 1918 u. 1919 erhielt ich bei Selbstbestäubung bei dieser Art keine Früchte. Zur weiteren Kontrolle hüllte ich am Standort im Oberseetal an einer abgelegenen Stelle 153 Blütenstände mit zusammen 1160 Knospen in Säcke. Die Säcke wurden zur Blütezeit teilweise durch neue ersetzt. Ein großer Teil der Blüten erwies sich dabei als selbstbestäubt. Am 30. Juni, bei der Entfernung der Säcke, ergab sich folgendes Resultat. Ich fand noch 128 Blütenstände mit 956 Blüten vor, die übrigen 25 Blütenstände waren wohl vom

Schnee und Wind im April von den Stäben losgerissen worden und unter der dichten Decke von Petasites- und Veratrum-Blättern nicht mehr aufzufinden. Von den 956 Blüten hatten sich sechs zu Früchten entwickelt an vier Pflanzen. Die Säcke, in denen sich diese sechs Früchte fanden, waren von Schnecken durchlöchert worden, so

C. pinnata. **Tab. 20.**

Bestäubung	Jahr	Blüten ☿	Blüten ♀	Früchte mit Samen ☿	Früchte mit Samen ♀	Früchte ohne Samen ☿	Früchte ohne Samen ♀	Samen	Durchschnitt
Selbstbestaubung	1918	2	—	—	—	—	—	—	—
	1919	3	—	1	—	—	—	2	2
	1920	18	—	1	—	—	—	2	2
		23	—	2	—	—	—	4	2
Kontrollblüten	1920	26	—	—	—	—	—	—	—
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1918	1	—	—	—	—	—	—	—
C. pin. × bulb.	1919	38	1	1	—	1		2	1
	1920	140	22	8		5	5	27	1,5
	1921	14	—	—	—	—	—	—	—
		192	23	9		6	5	29	1,4
C. pin. × pent.	1918	13	—	—	—	—	—	—	—
	1919	5		1	—	—	—	1	1
	1920	22	—	4	—	—	—	18	4,5
		40	—	5	—	—	—	19	3,8
C. pin. × pol.	1919	23	—	—	—	—	—	—	—
	1920	2	—	—	—	—	—	—	—
	1921	10	—	—	—	—	—	—	—
		35	—	—	—	—	—	—	—
C. pin. × (pent. × pin.)	1920	22	—	4	—	1	—	16	3,2

daß nicht ausgeschlossen ist, daß hier Fremdbestäubung stattfand. Zudem konnte ja auch Pollen von einer höher stehenden Blüte auf die Narbe der unteren gefallen sein, was nach den Versuchen von 1918 auch Fruchtansatz bewirken kann. An den uneingehüllten Blütenständen in der Nähe hatten ca. 60% der Blüten Früchte ausgebildet. 1920 er-

C. pentaphylla. **Tab. 21.**

Bestäubung	Jahr	Blüten ♂	Blüten ♀	Früchte mit Samen ♂	Früchte mit Samen ♀	Früchte ohne Samen ♂	Früchte ohne Samen ♀	Samen	Durchschnitt
Selbstbestäubung	1918	26	—	1	—	—	—	2	2
	1919	77	—	10	—	—		42	4,2
	1920	3	—	1	—	—	—	2	2
	1921	6	—	—	—	—		—	—
		112		12	—	—	—	46	3,9
Kontrollblüten	1918	93	—	5	—		—	28	5,6
	1919	142	4	5	—	—	—	18	3,6
	1920	25	—	—		—		—	—
	1921	16	—	—	—	—	—	—	—
		276	4	10		—	—	46	4,6
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1918	32	—	9	—	—	—	44	4.9
	1919	23	8	2	—	—		13	6.5
		55	8	11	—	—	—	57	5,2
legitim, ♂ Pflanze von anderem Standort	1918	29	—	—		—	—	—	—
	1919	34	11	5	—	—	—	28	5.6
	1920	3	—	—	—	—	—	—	—
		66	11	5	—	—	—	28	5,6
Pollen von anderem Blütenstande derselben Pflanze	1918	12	—	3	—		—	10	3,3
	1919	38	—	2	—	—	—	3	1,5
	1921	9	—	5		—	—	—	—
		59	—	10	—			13	2,6
Pollen von anderer Blüte desselben Blütenstandes	1918	8	—		—	—	—	—	—
	1919	39	—	13	—		—	26	2
		47	—	13		—	—	26	2
C. pent. × bulb.	1918	58	—	11	—	—		36	3.3
	1919	370	35	53	1	10	6	177	2.5
	1920	86	8	5	—	4	2	18	1,6
	1921	47	43	5	—	3	—	—	—
		561	86	74	1	17	8	231	2,5
C. pent. × pin.	1918	43	—	26	—	—	—	158	6.1
	1919	21	2	3	—	—	—	16	5.3
	1920	52	10	14	—	3	—	54	3.2
	1921	3	—	—	—	—	—	—	—
		119	12	43	—	3	—	228	5.0

Tab. 21 (Fortsetzung).

Bestäubung	Jahr	Blüten ♂	Blüten ♀	Früchte mit Samen ♂	Früchte mit Samen ♀	Früchte ohne Samen ♂	Früchte ohne Samen ♀	Samen	Durchschnitt
C. pent. × pol.	1918	169	—	50	—	—	—	240	4,8
	1919	44	—	4	—	—	—	8	2,0
	1920	8	—	5	—	—	—	48	9,6
	1921	3	—	3	—	—	—	—	
		224	—	62	—	—	—	296	5,0
C. pentaphylla × pratensis.	1919	3	—	—	—	—	—	—	—
C. pent. × (pent. × pol.)	1918	12	—	7	—	—	—	13	1,9
	1919	55	5	11	—	—	—	47	4,3
	1920	23	—	5	—	—	—	26	5,2
	1921	54	3	15	2	—	—	—	—
		144	8	38	2	—	—	86	3,7
C. pent. × (pent. × pin.)	1920	24	—	5	—	—	—	20	4,0
	1921	30	12	6	1	—	—	—	—
		54	12	11	1	—	—	20	4,0

hielt ich von den drei Kontrollblüten zwei Früchte; 1921 ergaben 118 Kontrollblüten keine Fruchtbildung. Es zeigt sich also aus diesen Versuchen, daß C. pol. in der Regel selbststeril ist, daß aber sich vereinzelt doch auch Früchte bilden können.

C. pinnata. Obschon 1919 u. 1920 nur wenige Blüten mit eigenem Pollen bestäubt wurden, erhielt ich doch zwei Früchte, C. pin. ist daher nicht vollständig selbststeril.

C. bulbifera. 1919 ergab Selbstbestäubung von 29 Blüten zwei samenlose Früchte, ein Zeichen, daß der eigene Pollen wenigstens eine Weiterentwicklung des Fruchtknotens anzuregen vermag. 1920 erhielt ich aus 38 selbstbestäubten Blüten vier Früchte mit Samen und drei ohne Samen, aus 113 Kontrollblüten zwei Früchte mit Samen und eine ohne Samen. Unter der Annahme eines hybriden Ursprunges von C. bulb. ist es möglich, daß unter einer größeren Anzahl Nachkommen, die aus Selbstbestäubung hervorgehen, sich Spaltungserscheinungen zeigen. Abweichungen vom Typus, die als Spaltungserscheinungen gedeutet werden könnten, beobachtete ich an den Standorten keine. Doch ist dabei zu bedenken, daß die meisten Individuen eines Standortes wohl

C. polyphylla. **Tab. 22.**

Bestäubung	Jahr	Blüten ♂	Blüten ♀	Früchte mit Samen ♂	Früchte mit Samen ♀	Früchte ohne Samen ♂	Früchte ohne Samen ♀	Samen	Durchschnitt
Selbstbestäubung	1918	9	—	—	—	—	—	—	—
	1919	58	—	—	—	—	—	—	—
		67	—	—	—	—	—	—	—
Kontrollblüten	1918	19	—	—	—	—	—	—	—
	1919	89	13	—	—	—	—	—	—
	1920	3	—	2	—	—	—	12	6
	1921	118	—	—	—	—	—	—	—
		229	13	2	—	—	—	12	6
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1918	3	—	—	—	—	—	—	—
	1919	70	1	—	—	—	—	—	—
		73	1	—	—	—	—	—	—
legitim, ♂ Pflanze von anderem Standort	1918	10	—	2	—	—	—	12	6
	1919	48	2	5	2	—	—	29	4,1
		58	2	7	2	—	—	41	4,5
Pollen von anderem Blütenstande derselben Pflanze	1919	29	—	—	—	—	—	—	—
Pollen von anderer Blüte desselben Blütenstandes	1919	46	3	6	—	—	—	34	5,8
C. pol. × bulb.	1918	24	—	—	—	—	—	—	—
	1919	83	29	1	1	—	—	3	1,5
	1920	—	2	—	—	—	—	—	—
	1921	53	—	1	—	—	—	—	—
		160	31	2	1	—	—	3	1,5
C. pol. × pent.	1918	54	—	8	—	—	—	45	5,6
	1919	73	—	7	—	—	—	41	5,9
	1920	9	—	5	—	—	—	40	8,0
		136	—	20	—	—	—	126	6,3
C. pol. × pin.	1919	67	—	5	—	—	—	36	7,2
	1920	6	11	5	9	—	—	55	3,9
	1921	4	—	—	—	—	—	—	—
		77	11	10	9	—	—	91	4,8
C. polyphylla × pratensis	1919	3	—	—	—	—	—	—	—
C. pol. × (pent. × pol.)	1918	10	—	—	—	—	—	—	—
	1919	115	1	8	—	—	—	22	2,7
	1920	21	—	10	—	1	—	51	4,6
		146	1	18	—	1	—	73	3,8

C. bulbifera. **Tab. 23.**

Bestäubung	Jahr	Bulbillen	Blüten ♂	Blüten ♀	Früchte mit Samen ♂	Früchte mit Samen ♀	Früchte ohne Samen ♂	Früchte ohne Samen ♀	Samen	Durchschnitt
Selbstbestäubung	1918		9	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	11	—	—	—	—	—	—	—
		—	18	—	—	—	2	—	—	—
	1920	+	9	—	—	—	—	—	—	—
		—	39	—	4	—	3	—	7	1
	1921	+	8	—	—	—	—	—	—	—
		—	6	—	—	—	—	—	—	—
			100	—	4	—	5	—	7	0,8
Kontrollblüten	1918		12	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	23	—	—	—	—	—	—	—
		—	3	—	—	—	—	—	—	—
	1920	+	60	—	1	—	—	—	1	1
		—	53	—	1	—	1	—	1	0,5
	1921	+	11	—	—	—	—	—	—	—
			162	—	2	—	1	-	2	0,7
legitim. ♂ Pflanze vom selben Standort	1918		7	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	16	—	—	—	—	—	—	—
		—	25	—	—	—	2	—	—	—
	1920	+	44	—	2	—	—	—	2	1
		—	71	—	6	—	2	—	7	0,9
	1921	—	4	—	1	—	1	—	1	0,5
			167	-	9	—	5	—	10	0,7
legitim. ♂ Pflanze von anderem Standort	1918		8	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	26	—	—	—	—	—	—	—
		—	24	—	2	—	—	—	4	2
	1920	+	25	—	—	—	—	—	—	—
		—	40	—	10	—	1	—	26	2,4
			123	—	12	—	1	—	30	2,3
Pollen von anderem Blütenstand derselben Pflanze	1919	+	22	—	—	—	—	—	—	—
		—	5	—	—	—	—	—	—	—
	1920	+	12	—	—	—	—	—	—	—
		—	17	—	1	—	—	—	1	1
			56	—	1	—	—	—	1	1
Pollen von anderer Blüte desselben Blütenstandes	1919	+	20	—	1	—	—	—	4	4
		—	5	—	—	—	—	—	—	—
	1920	+	10	—	—	—	—	—	—	—
		—	8	—	3	—	—	—	8	2,7
			43	—	4	—	—	—	12	3

Tab. 23 (Fortsetzung).

Bestäubung	Jahr	Bulbillen	Blüten ♂	Blüten ♀	Früchte mit Samen ♂	Früchte mit Samen ♀	Früchte ohne Samen ♂	Früchte ohne Samen ♀	Samen	Durchschnitt
C. bulb. × pent.	1918		35	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	75	—	—	—	—	—	—	—
		—	14	—	—	—	—	—	—	—
	1920	+	4	12	—	—	—	—	—	—
		—	21	4	1	—	—		1	1
	1921	+	16	—	—	—	—	—	—	—
		—	4	2	—	—	—	—	—	—
			169	18	1	—	—	—	1	1
C. bulb. × pol..	1918		17	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	41	—	—	—	—	—	—	—
		—	3	—	—	—	—	—	—	—
	1921	+	35	—	2	—	1	—	3	1
		—	36	5	—	—	1	—	—	—
			132	5	2	—	2	—	3	0,7
C. bulb. × pinnata	1919	+	51	—	—	—	—	—	—	—
	1920	+	37	2	2	—	—	—	2	1
		—	43	11	—	—	—	—	—	—
	1921	+	2	—	—	—	—	—	—	—
		—	12	—	—	—	2	—	—	—
			145	13	2	—	2	—	2	1
C. bulb. × (pent. × pin.)	1920	+	3	—	—	—	—	—	—	—
	1921	—	8	5	—	—	1	—		—
			11	5	—	—	1	—	—	—
C. bulb. × (pent. × pol.)	1920	—	6	—	—	—	—	—	—	—

auf vegetativem Wege entstanden sind. Es ist aber auch möglich, daß C. bulb. eine konstant gewordene Bastardform ist. Weiteres darüber folgt p. 508.

Diese Resultate der Versuche mit Selbstbestäubung ergeben folgende Konsequenzen für die übrigen Befruchtungs- und Kreuzungsversuche: Nur aus der Fruchtbildung aus kastrierten Blüten lassen sich sichere Schlüsse über die Möglichkeit einer bestimmten Befruchtungskombination oder einer Kreuzung ziehen. Bei allen nicht kastrierten Blüten wäre es möglich, daß vorher oder vielleicht erst durch die Fremdbestäubung angeregt Selbstbefruchtung

C. pentaphylla × polyphylla. **Tab. 24.**

Bestäubung	Jahr	Blüten ♀	Blüten ♀	Früchte mit Samen ♂	Früchte mit Samen ♀	Früchte ohne Samen ♂	Früchte ohne Samen ♀	Samen	Durchschnitt
Selbstbestäubung	1919	26	—	—	—	—	—	—	—
	1920	4	—	—	—	—	—	—	—
		30	—	—	—	—	—	—	—
Kontrollblüten	1919	24	—	—	—	—	—	—	—
	1920	3	—	—	—	—	—	—	—
	1921	6	—	—	—	—	—	—	—
		33	—	—	—	—	—	—	—
egitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1919	35	—	—	—	—	—	—	—
	1920	1	—	—	—	—	—	—	—
	1921	26	—	—	—	—	—	—	—
		62	—	—	—	—	—	—	—
legitim, ♂ Pflanze von anderem Standort	1919	38	—	5	—	—	—	12	2,4
	1920	13	—	5	—	1	—	8	1,3
	1921	7	1	—	—	—	—	—	—
		58	1	10	—	1	—	20	1,8
Pollen von anderem Blütenstand derselben Pflanze	1919	2	—	—	—	—	—	—	—
C. (pent. × pol.) × pent.	1918	3	—	—	—	—	—	—	—
	1919	54	—	5	—	—	—	11	2,2
	1920	15	—	6	—	—	—	25	4,2
	1921	23	—	—	—	—	—	—	—
		95	—	11	—	—	—	36	3,3
C. (pent. × pol.) × pol.	1918	12	—	—	—	—	—	—	—
	1919	55	—	4	—	—	—	12	3
	1920	13	—	3	—	—	—	6	2
	1921	23	2	—	—	—	—	—	—
		103	2	7	—	—	—	18	2,6
C. (pent. × pol.) × bulb.	1920	11	—	—	—	—	—	—	—

C. pentaphylla × pinnata. **Tab. 25.**

Bestäubung	Jahr	Blüten ♂	Blüten ♀	Früchte mit Samen ♂	Früchte mit Samen ♀	Früchte ohne Samen ♂	Früchte ohne Samen ♀	Samen	Durchschnitt
Selbstbestäubung	1920	6	—	—	—	—	—	—	—
	1921	20	—	—	—	—	—	—	—
		26	—	—	—	—	—	—	—
Kontrollblüten	1920	6	—	—	—	—	—	—	—
	1921	5	—	—	—	—	—	—	—
		11	—	—	—	—	—	—	—
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1921	12	—	—	—	—	—	—	—
C. (pent. × pin.) × pent.	1920	14	—	—	—	—	—	—	—
	1921	11	—	—	—	—	—	—	—
		25	—	—	—	—	—	—	—
C. (pent. × pin.) × pin.	1920	13	—	1	—	—	—	1	1
C. (pent. × pin.) × bulb.	1920	5	—	—	—	—	—	—	—
	1921	15	—		—	—	—	—	—
		20	—	—	—	—	—	—	—

eintrat. Aus der Fruchtbildung allein haben wir daher bei solchen Blüten keine Gewißheit, ob wirklich eine Kreuzung stattfand, diese Frage läßt sich erst aus der Beobachtung der F_1-Generation entscheiden, bei vollständiger Dominanz des einen Elters sogar erst in F_2. Die Blüten erweisen sich aber gegen Kastration ziemlich empfindlich. Die Antheren öffnen sich sofort beim Öffnen der Blüte, die Kastration muß daher an den noch geschlossenen Knospen vorgenommen werden. An einem Blütenstande befinden sich aber immer nur 2—4 Blüten in einem Stadium, das das Herausnehmen der Staubbeutel gestattet. Die Arbeit mit kastrierten Blüten erfordert daher sehr viel Zeit und Mühe. Die Versuche mit kastrierten Blüten ergaben sehr schlechte Resultate, die Kastration hatte also einen schädigenden Einfluß auf die Fruchtbildung. Da es sich bei meinen Versuchen darum handelte, eine größere Anzahl Samen zu erhalten, arbeitete ich auch, nachdem ich erkannt hatte, daß die Pflanzen nicht absolut selbststeril sind, noch mit unkastrierten Blüten und nahm Kastration nur bei einer kleineren Anzahl vor. Zudem entspricht die Kreuzung ohne Wegnahme der

Antheren der Bildung der Dentariabastarde an den natürlichen Standorten, und meine Versuche gehen ja darauf aus, solche Bastarde zu erzeugen, wie sie spontan entstehen können.

b) Legitime Bestäubungen.

In den Tabellen sind vier Formen von Bestäubung mit arteigenem Pollen unterschieden. 1. Bestäubung mit Pollen von einer Pflanze vom selben Standort, also die gewöhnliche Fremdbestäubung, die in der Natur am häufigsten vorkommt. 2. Bestäubung mit Pollen von einer Pflanze, die von einem anderen Standort herstammt. Dies geschah bei C. bulb. im Hinblick auf die Versuche von Focke (1890) mit Lilium bulbiferum, wo alle vegetativ erzeugten Nachkommen desselben Individuums untereinander gekreuzt zur Fruchtbildung unfähig sind, wo hingegen Exemplare verschiedener Standorte bei gegenseitiger Bestäubung reichlich Früchte ansetzen. Bei den normalen Arten wurden diese Versuche durchgeführt, um Vergleichungsmaterial zu erhalten. 3. Es wurden eine Anzahl Blüten mit Pollen von Blüten derselben Pflanze, die von einem anderen Blütensprosse des gleichen Rhizoms stammten, bestäubt. Solche Blüten sind bei C. bulb. in ihrem Verwandtschaftsgrad denjenigen gleichzusetzen, welche an Pflanzen gebildet werden, die aus Bulbillen derselben Elternpflanze entstanden. Solche aus Bulbillen gezogenen Nachkommen einer Pflanze standen mir noch nicht im blühreifen Alter zur Verfügung, so daß ich mich auf Versuche mit verschiedenen Sprossen desselben Rhizoms beschränken mußte 4. Eine Anzahl Blüten wurden mit Pollen von einer anderen Blüte desselben Blütenstandes bestäubt. Es ist dies eine Kombination, die bei den Versuchen oft unbeabsichtigt eintritt, indem Pollen von einer oberen Blüte aus den offenen Antheren herausfällt und dabei auf die Narben tiefer stehender Blüten gelangen kann.

C. pentaphylla. Der Fruchtansatz ist bei den ersten beiden Formen legitimer Bestäubung schlecht. Eine bestimmte Beziehung über den Einfluß der Bestäubung mit Pollen von Pflanzen von einem anderen Standorte, läßt sich nicht erkennen. Die vollständige Sterilität bei dieser Form der Bestäubung 1918 erklärt sich dadurch, daß ein Teil der ♀ verwendeten Pflanzen erst kurz vor der Blütezeit am Standort geholt worden war. Es zeigte sich nun bei allen Arten, daß solche Individuen nur ausnahmsweise Früchte bilden. Bestäubung mit Pollen von einem anderen Blütenstande bewirkt Fruchtansatz. Pollen von anderen Blüten desselben Blütenstandes kann ebenfalls Fruchtansatz

bewirken, wie aus den Resultaten bei Selbstbestäubung zu erwarten war. Bei der Kastrierung von Blüten müssen daher alle anderen Knospen, die nicht gleichzeitig kastriert werden können, entfernt werden. Die Keimung der Samen von C. pent. wurde schon von A. Winkler (1882) beschrieben. Es treten entweder beide Keimblätter über den Boden, oder es bleibt eines klein und kommt nicht an die Oberfläche. Zwischen den Keimblättern entwickelt sich das Epikotyl, aus dem das Rhizom hervorgeht. Bis zum Ende der Vegetationsperiode entwickeln sich 5—10 Schuppenblätter, bei einzelnen entwickelt sich das unterste Schuppenblatt schon zum ein- oder dreiteiligen Laubblatt. In den folgenden Vegetationsperioden entsteht ein drei- bis fünfteiliges, gefingertes Laubblatt. Das Rhizom wächst jedes Jahr monopodial weiter, bis schließlich terminal ein Blütensproß gebildet wird, und eine der Seitenknospen die Führung übernimmt. Blütensprosse können nach A. Winkler an kräftigen Exemplaren schon im 3. Jahre gebildet werden, bei meinen Keimlingen war das nicht der Fall.

C. polyphylla. Versuche mit legitimer Bestäubung zwischen Pflanzen vom gleichen Standorte wurden 1919 in größerer Zahl durchgeführt, ergaben aber sehr schlechte Fruchtbildung, da die Pflanzen, an denen diese Versuche ausgeführt wurden, durch Frost und Schneefall zur Blütezeit stark gelitten katten. Die Versuche wurden zwar wiederholt, aber an Pflanzen, die kurz vorher vom Standort geholt worden waren, so daß das Resultat auch bei diesen Individuen negativ ausfiel. Die Bestäubungen mit Pollen von Pflanzen von anderen Standorten ergaben etwas bessere Resultate. Auch bei C. pol. kann Pollen von einer anderen Blüte desselben Blütenstandes Fruchtansatz bewirken, doch ist dazu zu bemerken, daß alle sechs Früchte 1919 an derselben Pflanze gebildet wurden. Fruchtansatz bei Bestäubung mit Pollen von einer Blüte eines anderen Blütenstandes derselben Pflanze ist zwar nicht eingetreten, doch wäre er im Hinblick auf die Resultate der vorigen Versuche wohl zu erwarten bei weiteren Bestäubungen. Die Keimung der Samen von C. pol. und die Weiterentwicklung der Keimlinge ist im wesentlichen gleich wie bei C. pent., nur daß anscheinend etwas häufiger nur ein Keimblatt über den Boden tritt. Im zweiten und dritten Jahre ist das Laubblatt gefiedert.

C. pinnata. Infolge der Kulturschwierigkeiten standen mir hier nur wenige Blüten zur Verfügung, die ich vor allem für Kreuzungsversuche verwendete, Früchte aus legitimer Bestäubung erhielt ich keine. Die Keimung der Samen beobachtete ich an Material, das ich in Brusino-Arsizio sammelte. Wie schon A. Winkler (1878) bemerkte, bleiben bei

den Keimlingen von C. pin. im Gegensatz zu den anderen Arten beide Kotyledonen unterirdisch und es treten von Anfang an 1—2 einfache oder dreiteilige kleine Laubblätter über die Erde. Im zweiten Jahre tritt ein dreiteiliges oder fünfteilig gefiedertes Blatt auf, und nach A. Winkler (1882) können auch hier im dritten Jahre Blütensprosse gebildet werden.

C. bulbifera. Während ich 1918 bei C. bulb. keinen Fruchtansatz erhielt, und auch in Buchs keine Früchte fand, erhielt ich 1919 bei legitimer Bestäubung mit Pollen einer Pflanze von einem anderen Standort zwei Früchte mit Samen, bei Bestäubung mit Pollen von einer Pflanze vom selben Standort zwei samenlose Früchte, ferner eine Frucht mit Samen bei Bestäubung mit Pollen einer anderen Blüte des gleichen Blütenstandes. Da ich an den Standorten in Buchs und Brusino Früchte fand, mußte ich annehmen, daß auch legitime Bestäubung zwischen Pflanzen vom selben Standort Fruchtansatz bewirke. Das bestätigte sich auch bei den Versuchen von 1920 und 1921, ebenso ergab sich 1920 eine Frucht bei Bestäubung mit Pollen von einem anderen Blütenstande desselben Rhizoms. Im Gegensatz zu Lilium bulbiferum können also bei C. bulbifera Nachkommen derselben „Paarkernbrut“ (Focke 1890) bei gegenseitiger Bestäubung Früchte bilden. Ob die Fruchtbildung bei der Bestäubung mit Pollen von Pflanzen von einem anderen Standort eine stärkere ist, läßt sich aus diesen Versuchen nicht ersehen. Die Keimung der Samen von C. bulb. wurde von Warming (1877) und später von A. Winkler (1893) beschrieben. Ähnlich wie bei C. pent. und C. pol. treten hier entweder beide Keimblätter zugleich oder wenig nacheinander über den Boden, oder es bleibt das eine unterirdisch. Oft wird nach A. Winkler (1893) noch in der gleichen Vegetationsperiode ein kleines dreiteiliges Laubblatt gebildet. Im zweiten Jahre entsteht ein dreiteiliges Laubblatt und im dritten Jahre können nach Schulz (1903, p. 284) Blütensprosse entstehen.

Ich möchte an dieser Stelle gerade die Beziehung zwischen Fruchtbildung und Bulbillenbildung besprechen, so weit die Versuche darüber Aufschluß geben. Eine Übersicht über die Fruchtbildung der zu Versuchen verwendeten Blüten in den Jahren 1919—21 ergibt folgendes Resultat:

575 Blüten an Pflanzen mit Bulbillen lieferten 9 Früchte[1]).
492 „ „ „ ohne „ „ 45 „

1) Mit und ohne Samen.

Das Ausbrechen der Bulbillen erfolgte kurz vor der Blütezeit oder erst bei der Bestäubung. Die Bulbillen sind zu dieser Zeit noch klein, sie entwickeln sich erst nach der Blütezeit stärker. Da die Befruchtung nach den zytologischen Untersuchungen bei C. pent. und C. pol. erst am dritten bis vierten Tage nach der Bestäubung erfolgt, ist es begreiflich, daß die Nährstoffe, die sonst den Bulbillen zugute kämen, einen fördernden Einfluß auf die Entwicklung der Fruchtknoten ausüben können. Ich versuchte 1921 auch an einem Standorte in Runkels-Buchs an einer größeren Zahl von Blüten eine Erhebung über den Einfluß des Ausbrechens der Bulbillen auf die Fruchtbildung zu machen. Die Resultate finden sich in Tab. 10 (p. 422), Zählung 8 und 9. Es ergab sich das überraschende Ergebnis, daß der Fruchtansatz bei beiden Zählungen derselbe war. Dieses Resultat steht im Widerspruch zu den Ergebnissen der Versuche im Garten. Es zeigte sich aber, daß äußere Einflüsse hier im Spiele waren, die die Versuchsbedingungen wesentlich geändert hatten. Die erste Zählung wurde unmittelbar vor der Blütezeit (am 7. Mai 1921) ausgeführt, dabei wurden in einem geschlossenen Bestande auf einer abgesteckten Fläche bei allen Pflanzen die Bulbillen entfernt. Fünfzehn Tage später (am 22. Mai) wurde die Zählung der Früchte vorgenommen. Es zeigte sich dabei, daß von den Pflanzen außerhalb des abgesteckten Gebietes nur ganz wenige noch Bulbillen besaßen. Individuen, welche Früchte und Bulbillen zugleich trugen, fanden sich nur ganz vereinzelt. Wahrscheinlich hatte ein heftiger Wind oder Gewitterregen während der Blütezeit die Bulbillen losgelöst, so daß nachher kein Unterschied mehr zwischen den Versuchsbedingungen der beiden Gruppen bestand. Dieser Versuch weist aber auf eine Möglickeit hin, wie die stark verschiedene Fertilität von C. bulb. an verschiedenen Standorten und in verschiedenen Jahren zustande kommen kann. Die Versuche im Garten zeigten, daß Entfernung der Bulbillen Vermehrung der Fertilität zur Folge hat, werden daher an einem Standorte, wie dies in Buchs geschah, durch äußere Einflüsse die Bulbillen frühzeitig entfernt, so werden beträchtlich mehr Früchte gebildet, als wenn die Bulbillen sich hätten entwickeln können. Ich möchte aber darauf hinweisen, daß die Bulbillen sich nur selten zur Fruchtzeit nicht mehr an den Pflanzen befinden. 1919 und 1920 waren in Buchs und in Brusino bei einem großen Teil der Pflanzen, die Früchte trugen, auch die Bulbillen noch in den Blattachseln. Auch Klein (1901) weist ausdrücklich darauf hin, daß sich beim selben Individuum sehr wohl reichliche Fruchtbildung und Ausbildung großer Bulbillen nebeneinander vorfinden können. Einzig

Schulz (1903, p. 365) gibt an, daß fruchttragende Exemplare selten Bulbillen besitzen.

c) Kreuzungsversuche.

C. pentaphylla. Wie aus dem Vorkommen spontaner Bastarde an den gemeinsamen Standorten zu erwarten war, erfolgte bei Bestäubung mit Pollen von C. pol. oder C. pin. Fruchtansatz. Bei der Kreuzung C. pent. ×pin. wurden nur wenige kastrierte Blüten verwendet, bei der Kreuzung C. pent. ×pol. keine solchen. Fruchtbildung aus kastrierten Blüten ergab sich bei diesen beiden Kombinationen nicht. Es ist also möglich, daß die Früchte nur scheinbar Kreuzungsprodukte sind; schon die Keimlinge zei ten aber 1919—1921 deutlich Merkmale beider Eltern. Die Keimlinge von C. pent.× pol. unterscheiden sich im ersten Jahre nicht von denen der Eltern, im zweiten Jahre aber treten neben dreiteiligen und fünfteilig gefingerten Blättern auch fünfteilig gefiederte Blätter auf, im dritten Jahre auch solche mit sieben Fiederblättern. Es finden sich dabei alle Uebergänge vom gefingerten Blatte der Keimlinge von C. pent. bis zum gefiederten Blatte derjenigen von C. pol. Immerhin zeigen meist alle Nachkommen derselben Frucht die gleiche Blattform. Die Keimlinge der Kreuzung C. pent.×pin. senden entweder beide Keimblätter über den Boden, oder nur eines, oder aber es bleiben beide Kotyledonen unterirdisch. Es zeigen sich also die Charaktere beider Eltern. Im zweiten Jahre zeigen sie die gleichen Formen wie diejenigen der Kreuzung C. pent.×pol., also gefingerte und gefiederte Laubblätter. Im ganzen haben wir also auch hier intermediäre Ausbildung der Keimlinge. Während bei legitimer Bestäubung keine samenlosen Früchte auftreten, entstanden bei der Kreuzung C. pent.×pin. 1919 deren drei, wohl ein Zeichen dafür, daß bei einzelnen Blüten durch die artfremde Bestäubung Entwicklungshemmungen hervorgerufen werden. Der Fruchtknoten wird zwar zur Weiterentwicklung angeregt, die Samenanlagen entwickeln sich aber nicht zu reifen Samen (vgl. p. 494). Bestäubung der Fruchtknoten von C. pent. mit Pollen von C. bulb. ergab in allen 4 Jahren Fruchtansatz. Kastrierte Blüten lieferten eine Frucht mit Samen und acht Früchte ohne Samen. Der Pollen von C. bulb. kann also sicher eine Weiterentwicklung des Fruchtknotens und auch Samenbildung bei C. pent. bewirken. Die Keimlinge dieser Kreuzung verhalten sich genau gleich wie diejenigen von C. pent. Auch im zweiten und dritten Jahre zeigen die Laublätter durchwegs 3—5 fingerförmig angeordnete Blättchen. Da die unteren Laubblätter von C. bulb. gefiedert sind, wäre zu erwarten gewesen, daß Keim-

pflanzen aus der Kreuzung C. pent. ×bulb. analog denjenigen der Kreuzungen C. pent. ×pol. und C. pent. ×pin. im zweiten und dritten Jahre teilweise gefiederte Blätter aufweisen würden. Es läßt dies die Vermutung aufkommen, daß es sich vielleicht in allen Fällen bei unkastrierten Blüten um induzierte oder autonome Selbstbefruchtung handelt. Erst nach dem Auftreten blühender Sprosse können wir daher bei dieser Kombination feststellen ob wirklich Bastardbefruchtung eintrat. Entsprechen die Pflanzen in F_1 alle C. pent., so gibt uns sogar erst die F_2-Generation sichere Auskunft, da es möglich wäre, daß die F_1-Generation metromorph wäre. Doch erscheint mir dieser Fall wenig wahrscheinlich.

C. polyphylla. Bestäubung mit Pollen von C. pent. und C. pin. ergab Fruchtansatz, bei der Kreuzung C. pol.×pin. auch bei kastrierten Blüten. Die Kreuzungsmöglichkeit dieser letzten Kombination ist daher sichergestellt. Die Keimpflanzen C. pol.×pent. sind im ersten Jahre gleich wie diejenigen der reziproken Kreuzung, im zweiten und dritten Jahre treten fünfteilig fingerförmige Blätter auf, also ein Merkmal von C. pent. Bei den Keimlingen C. pol.×pin. treten oft ein Keimblatt und ein Laubblatt über den Boden, oft bleiben beide Kotyledonen unterirdisch. Wir finden also auch hier die Keimungsformen beider Eltern. Die Bastardform C. pol.×pin. ist noch nicht bekannt, sie wäre nach diesen Ergebnissen aber da zu erwarten, wo sich beide Arten am selben Standorte finden. Doch blüht C. pol. bedeutend früher als C. pin., außerdem sind die Bastarde wahrscheinlich nicht leicht zu erkennen, da ja beide Arten gefiederte Blätter haben, und kein großer Unterschied in der Blütenfarbe besteht. Die Kreuzung C. pol.×bulb. ist nicht leicht auszuführen, da C. pol. zu Beginn der Blütezeit von C. bulb. schon verblüht hat. Trotzdem ich C. bulb. möglichst zu treiben und C. pol. zu hemmen versuchte, erhielt ich im Versuchsgarten keine Blüten zur gleichen Zeit. Ich war daher gezwungen. Pflanzen von C. pol. von einem höheren Standort (Oberseetal) zu holen, da sie dort zur gleichen Zeit blühten, wie C. bulb. im Garten. Diese Verpflanzung wirkte aber, wie ich bei den legitimen Bestäubungen ausführte, hemmend auf die Fruchtbildung. Ich erhielt 1919 immerhin zwei Früchte, davon eine aus einer kastrierten Blüte. 1921 führte ich diese Kreuzung an einem abgelegenen Standorte im Oberseetale aus, etwa 14 Tage später wurden die Pflanzen aber durch weidende Ziegen zerstört. Da ich unmittelbar nachher hinkam, konnte ich doch noch einige Beobachtungen machen. Bei einer einzigen Blüte ließ sich sicher Fruchtansatz feststellen, die meisten Fruchtknoten aber hatten sich nicht

weiter entwickelt, obschon die Bestäubung im günstigsten Augenblick erfolgt war. Ergibt sich, daß es sich bei C. pent.×bulb. nur um durch Fremdbestäubung induzierte Selbstbefruchtung handelt, dann läßt sich dieses negative Resultat bei C. pol.×bulb. wohl verstehen, da C. pol. ja bedeutend stärker selbststeril ist, als C. pent. Von Keimpflanzen konnte ich nur eine beobachten, da aber beide Elternarten gleich keimen, ließ es sich nicht feststellen, ob wirklich Kreuzung stattfand.

C. pinnata. Bei der Kreuzung mit C. pent. erhielt ich hier Fruchtansatz; Bestäubung mit Pollen von C. pol. ergab bisher noch keine Früchte. Doch glaube ich, daß bei einer größeren Anzahl von Kreuzungen auch hier Fruchtbildung stattfinden würde. Die Kombination C. pin.×bulb. ergab auch hier Fruchtansatz, doch nur an unkastrierten Blüten. 1920 erhielt ich aus kastrierten Blüten dieser Kombination fünf samenlose Früchte, es steht daher fest, daß der Pollen von C. bulb. eine Weiterentwicklung des Fruchtknotens von C. pin. bewirken kann. Die Keimlinge dieser Kombination verhalten sich genau gleich, wie die von C. pin., so daß auch hier die Feststellung, ob Kreuzung eintrat, erst nach der Bildung von Blütensprossen möglich ist.

C. bulbifera. Aus der Kombination C. bulb.×pent. erhielt ich 1919 eine Frucht ans einer unkastrierten Blüte. Der einzige reife Same, den sie enthielt, ging ohne zu keimen zugrunde, so daß erst neue Versuche über die Möglichkeit einer solchen Kreuzung Aufschluß geben können. Bestäubung mit Pollen von C. pol. ergab 1921 zwei Früchte mit Samen und zwei samenlose Früchte, alle aber aus unkastrierten Blüten. C. bulb.×pin. ergab 1920 zwei Früchte mit Samen, 1921 zwei solche ohne Samen, auch hier aus unkastrierten Blüten, so daß sich nichts Sicheres über die Möglichkeit dieser Kreuzung aussagen läßt.

d) Die Fruchtbildung der Bastarde[1]).

C. pentaphylla×polyphylla. Wie schon die Zählungen an den natürlichen Standorten zeigen, ist die Fruchtbildung dieser Bastarde stark gehemmt im Vergleich zu den Elternarten. Die Versuchspflanzen wurden 1918 an den drei Standorten im Oberseetal, bei Buchs, und im Zürcher Oberlande ausgegraben. In jenem Jahre konnte ich damit nur zwei Versuche ausführen, die keine Fruchtbildung ergaben. 1919 und 1920 erhielt ich eine Anzahl Früchte, 1921 aber wieder gar keine. Auffallend ist dabei, daß auch an den natürlichen Standorten die Frucht-

1) Es handelt sich um spontane Bastarde, die an den Standorten ausgegraben wurden, deren genetische Verhältnisse daher durchaus nicht abgeklärt sind.

bildung der Bastarde im Jahre 1921 bedeutend geringer war als 1920[1]). Selbstbestäubungen und Kontrollblüten ergaben 1919—1921 keine Fruchtbildung. Bei Bestäubung mit Pollen einer Bastardpflanze vom selben Standort erhielt ich bisher keine Früchte, wohl aber, wenn der Pollen von einer Pflanze von einem anderen Standorte stammte, und zwar sowohl an Pflanzen von Buchs, als auch an solchen vom Obersee. Die Keimung der Samen erfolgt gleich wie bei den beiden Eltern. Die Rückkreuzung mit den beiden Elternarten ergab 1919 und 1920 Fruchtansatz, bei den Nachkommen dieser Kombination ist wohl eine Spaltung zu erwarten. Die sechs Keimpflanzen der Rückkreuzung mit C. pent., die aus den 11 Samen von 1919 entstanden, zeigten 1921 2—5teilig gefingerte Blätter, wie die Keimpflanzen von C. pent. Die Bestäubung einiger Blüten mit Pollen von C. bulb. ergab keine Früchte.

C. pentaphylla×pinnata. Mit den Bastardpflanzen C. pent.× pin. konnte ich erst 1920 und 1921 einige Versuche ausführen. Ich erhielt jedoch einzig 1920 bei der Rückkreuzung mit C. pin. eine Frucht, die zudem nur einen keimungsunfähigen Samen enthielt.

Zusammenfassung. Die in der Schweiz vorkommenden Dentaria-Arten sind in verschiedenem Grade selbstfertil. Während C. pol. beinahe vollkommen selbststeril ist, findet bei C. pent. bei etwa 1 Zehntel der selbstbestäubten Blüten Selbstbefruchtung statt. Da der größte Teil der Versuche an unkastrierten Blüten durchgeführt wurde, sind sichere Resultate über den Erfolg einer Kreuzung bei den meisten Kombinationen erst nach der Bildung von Blütensprossen zu erwarten, also frühestens 1922. Aus den Versuchen mit kastrierten Blüten ergibt sich immerhin, daß die meisten Kombinationen der drei Arten C. pentaphylla, polyphylla und pinnata Fruchtansatz ergeben. Bei einzelnen Kombinationen zeigen zudem schon die Keimpflanzen oder die zweijährigen Pflänzchen eine intermediäre Stellung zwischen den beiden Elternarten, so daß feststeht, daß auch bei Bestäubung unkastrierter Blüten Kreuzung eintreten kann. Bestäubung der Blüten dieser drei Arten mit Pollen von C. bulbifera kann Fruchtansatz bewirken. Ein Teil der entstehenden Früchte ist dabei samenlos. Die Keimpflanzen zeigten aber bisher den Habitus der weiblich verwendeten Art, intermediäre Merkmale ließen sich nicht feststellen, so daß noch keine Sicherheit über die Möglichkeit einer solchen Kreuzung besteht. Die Kreuzung von C. bulbifera ♀ mit einer der drei anderen Arten ergab zwar Früchte, doch überall aus unkastrierten Blüten, so daß auch hier

1) Oberseetal: 1920 21% Fruchtansatz, 1921 7%.
Buchs : „ 19% „ , 1921 weniger als 1%.

noch keine eindeutigen Resultate vorliegen. Die natürlichen Dentaria-bastarde (C. pent.×pol.) bildeten Früchte bei der Rückkreuzung mit den Elternarten und bei der Bestäubung mit Pollen von Bastardpflanzen von einem anderen Standorte. Der Bastard C. pent.×pin. ergab bisher nur eine Frucht bei Rückkreuzung mit C. pin.

Das Ausbrechen der Bulbillen bei C. bulbifera vor oder während der Blütezeit bewirkt eine Förderung der Fruchtbildung. Da durch äußere Einflüsse auch an den natürlichen Standorten gelegentlich bei den meisten Pflanzen die Bulbillen abfallen, kann die Fertilität an solchen Standorten durch diese Korrelation gehoben werden.

III. Zytologische Untersuchungen.

I. Die Entwicklung des Pollens und Untersuchungen am fertigen Pollen.

a) Methoden.

Die zytologische Untersuchung wurde zum größeren Teil in den Jahren 1920 und 1921 durchgeführt, da ich vorher nur ungenügend fixiertes Material besaß. Für die gesamte zytologische Untersuchung erwies sich Bouins Pikroformollösung (Strasburger und Körnicke 1913, p. 790) als die beste Fixierungsflüssigkeit, mit nachfolgender Färbung mit Hämatoxylin nach Haidenhein. Die Fixierungslösungen nach Flemming, Benda, Juel, sowie 92% Alkohol und 1% Chromsäure ergaben weniger gute Resultate, zum Teil bewirkten sie eine starke Schrumpfung, andere wie Chromsäure und Osmiumsäuregemisch nach Benda wirkten so auf das Plasma der Zellen ein, daß sich bei der Färbung mit Hämatoxylin nach Haidenhein die Farbe nicht mehr genügend heraus differenzieren ließ. Bei der Fixierung mit Pikroformol genügte eine Beizung mit Eisenalaun von 2—3 Stunden und eine Färbung von einer Stunde zur Erzielung haltbarer Präparate. Die Beschaffung von Material zum Studium der Reduktionsteilung in den Antheren ist nicht leicht, da bei C. pent., pol., pin. und bei den Bastarden dieser Arten die Knospen sich zu dieser Zeit noch im Boden befinden. Einzig bei C. bulb. erfolgt die Entwicklung der Knospen erst, wenn die Knospen schon über die Erde getreten sind, Reduktionsteilungen fand ich bei dieser Art in Knospen, die zwischen dem 15. bis 30. März fixiert wurden. Für die Fixierung von Knospen der übrigen Arten ist man daher auf Topfpflanzen angewiesen. Der beste Zeit-

punkt zur Fixierung ist bei diesen drei Arten nicht leicht zu bestimmen, da die Knospen schon im Herbst angelegt werden und sich unter günstigen Bedingungen noch ziemlich weit entwickeln vor Eintritt des Winters. So fand ich in Knospen von C. pol., die am 1. Dezember 1919 im Oberseetal (950 m) fixiert wurden (der Boden war oberflächlich gefroren und es lag darüber eine Schicht von ca. 5 cm Schnee), Stadien mit kaum differenziertem Archespor, solche mit Synapsis und solche mit einkernigen Pollenkörnern. Blütenknospen von Rhizomen, die an diesem Tage ausgegraben und im Glashaus bei einer Temperatur von 15° bis 20° gehalten wurden, zeigten nach einer Woche Stadien der Reduktionsstellung. Bei C. pent. und C. pol. lassen sich auf diese Weise im Vorwinter durch einen Aufenthalt von 2—3 Wochen im Warmhaus ziemlich leicht günstige Stadien erhalten. Bei C. pin. gelang es mir aber nicht, auf diese Weise Knospen mit günstigen Stadien zu bekommen, doch konnte ich im Februar 1921 an Pflanzen, die im Freien überwintert hatten, Material fixieren. Für die Untersuchung der Reduktionsteilung erwiesen sich Längsschnitte von 6—8 μ Dicke am günstigsten. Da die Entwicklung in den Antheren von unten nach oben vor sich geht, können wir so mehrere Stadien gleichzeitig erhalten. Die Chromosomen sind bei allen Arten kugelig; bei C. pent., pol. und pin. gelingt es ziemlich leicht, gute Kernplatten zu finden, bei C. bulb. sind die Chromosomen bedeutend kleiner und eng ineinander, so daß die Bestimmung der Chromosomenzahl schwierig ist. Die Zeichnungen wurden entweder mit Leitz Apochromat-Immersion 2 mm (2000/1) oder Zeiss homogene Immersion $^1/_{12}$ (2200/1), Kompensokular 12 und mit Abbes Zeichenapparat ausgeführt.

b) Die Entwicklung des Pollens.

Im Stadium der Synapsis lassen sich keine Unterschiede bei den untersuchten Arten: C. pent., pol., pin. und bulb. erkennen. Im Diakinesestadium lassen sich meist eine größere Anzahl Chromosomenpaare deutlich erkennen (Taf. XII, Fig. 12c), und zwar bei allen Arten. Die weitere Entwicklung möchte ich für die einzelnen Arten gesondert besprechen.

C. pentaphylla. In der Diakinese sind 22—24 Chromosomenpaare erkennbar. Dann verschwindet die scharfe Abgrenzung des Zellkerns, und es bildet sich eine tripolare Spindel. Die Chromosomenpaare ordnen sich nun in der Zellplatte der ersten Teilung. Von der Seite lassen sich deutlich die Chromosomenpaare erkennen, in der Flächenansicht sehen wir nur kugelförmige Chromosomen (Fig. 1, Taf. XII).

Es läßt sich sicher die Zahl 24 erkennen. Bei manchen Platten lassen sich mehr als 24 Chromosomen feststellen, da bei einzelnen Paaren beide Chromosomen in der Ebene der Äquatorialplatte liegen. Die Chromosomen weichen ziemlich rasch auseinander. In diesem Stadium gelingt es nur selten eine Zelle zu finden, die eine sichere Zählung der beiden Tochterplatten zuläßt, unmittelbar nach der Trennung der Chromosomen lassen sich diejenigen der oberen und der unteren nicht sicher trennen, und wenn die Chromosomen sich den Polen nähern, treten sie so nahe zusammen, daß eine sichere Zählung nicht mehr möglich ist. Fig. 2 zeigt uns zwei solche übereinander liegende Platten mit je 24 Chromosomen. Die untere wurde beim Zeichnen etwas seitlich verschoben, da die Chromosomen der beiden Platten sich überdeckten. Die Interkinesiskerne zeigen deutlich die Prochromosomen, doch ergaben Zählungen keine sicheren Resultate. Oft zeigt eine dunklere Färbung des Protoplasmas zwischen den beiden Tochterkernen die Bildung einer Zellplatte an, doch läßt sich häufig gar keine Differenzierung im Plasma erkennen. Rasch beginnen die Kerne die Vorbereitungen zur zweiten Teilung, wir können daher oft im Längsschnitt derselben Anthere Stadien der ersten und zweiten Teilung verfolgen. Die Kernwandungen verschwinden, die Chromosomen, die erst ganz unregelmäßig verteilt sind, ordnen sich in die Äquatorialplatten der zweiten Teilung. Fig. 3 zeigt uns dieses Stadium, die eine Kernspindel sehen wir von der Seite mit den eben auseinander weichenden Chromosomenhälften, bei der anderen Teilung sehen wir die Äquatorialplatte von oben. Auch hier können wir deutlich 24 Chromosomen erkennen. Im folgenden Stadium (Fig. 4) lassen sich in jeder Tochterplatte 22—24 Chromosomen erkennen, wegen der Kleinheit und der ineinander gedrängten Lage der Chromosomen war eine eindeutige Zählung nicht möglich. Nach der Bildung der vier Tochterkerne bleiben die vier Zellen nur kurze Zeit in der Tetrade vereinigt, dann trennen sie sich und umgeben sich mit einer Membran. Die Pollenkörner zeigen meist drei Öffnungen für den Austritt des Pollenschlauches, die verdickten Teile der Exine sind von feinen, netzartigen Leisten überzogen. Nach der Bildung der Exine erfolgt die Teilung, die zur Bildung der generativen Zelle führt. Diese erfolgt nicht in allen Pollenkörnern gleichzeitig, es ist daher nicht leicht, gute Teilungsbilder zu finden. Fig. 5 zeigt eine Platte mit 24 Einzelchromosomen und darunter die Schwesterplatte, bei der nur eine annähernde Zählung möglich war, da Chromosomenklumpen vorkamen, es wurden daher nur 22 gezeichnet.

Vegetative Teilungen sind sehr schwierig zu zählen, da die Chromosomen bedeutend kleiner und enger beieinander sind, als bei den Teilungen, die zur Bildung des Pollenkorns führen. Fig. 6 zeigt eine Tochterplatte einer Teilung im Griffelgewebe. Es lassen sich annähernd 48 Chromosomen, also die diploide Zahl feststellen, doch war eine ganz sichere Zählung nicht möglich.

C. polyphylla. Von dieser Art gelang es mir nur Stadien mit zählbaren Äquatorialplatten der beiden Teilungen aufzufinden. In beiden lassen sich 24 Chromosomen feststellen (Fig. 7 und 8). Ich versuchte auch eine Äquatorialplatte einer somatischen Teilung zu zählen (Fig. 9). Es lassen sich 42—48 schon in die beiden Hälften geteilte Chromosomen erkennen. Doch ist die Zählung hier noch schwieriger als bei C. pent. C. pol. besitzt daher sehr wahrscheinlich wie C. pent. in den haploiden Phasen 24 Chromosomen und in den somatischen Teilungen 48.

C. pinnata. C. pin. weist in den Teilungen bei der Bildung der Pollenkörner die gleiche Chromosomenzahl auf, wie C. pent. und C. pol. Fig. 10 zeigt die Tochterplatte einer ersten Teilung mit 24 gut zählbaren Chromosomen, die zugehörige Platte läßt 23—24 Chromosomen erkennen, sie wurde in der Zeichnung weggelassen. Auch in den Äquatorialplatten der zweiten Teilung finden wir 24 längsgespaltene Chromosomen (Fig. 11). Bei einzelnen Kernplatten der Teilungen in Wurzelspitzen ließen sich 40—48 Chromosomen zählen, doch sind diese Zählungen schwierig und ziemlich unsicher.

C. bulbifera. Die Feststellung der Chromosomenzahl bei C. bulb. bietet bedeutend größere Schwierigkeiten als bei den übrigen Arten. Wohl ist es leichter, Knospen im richtigen Stadium der Entwicklung zu fixieren, die Chromosomen sind aber kleiner und in größerer Anzahl vorhanden, als bei den anderen Arten. Es gelang mir immerhin, Teilungen aufzufinden, die eine sichere Feststellung der Chromosomenzahl ermöglichten. Fig. 12 zeigt zunächst das Diakinesestadium. Es sind leicht 30—32 Chromosomenpaare und 6—9 einzelne Chromosomen zu erkennen, zusammen also 68—72 Einzelchromosomen. Da die Gemini an der Kernoberfläche liegen, ist eine sichere Zählung schwierig. Wie sich aus den nächstfolgenden Beobachtungen zeigt, sind wahrscheinlich 48 Chromosomenpaare vorhanden. Die hier als Einzelchromosomen gezeichneten Körner entsprechen wohl auch Chromosomenpaaren, bei denen das eine Chromosom das andere vollständig deckt. Ferner sind einige Komplexe etwas unklar, es wurden aber nur sicher erkennbare Chromosomen gezeichnet. Nach der Diakinese folgt rasch die

Bildung der Äquatorialplatten der ersten Teilung. Das Stadium der multipolaren Spindel fand ich nicht, doch glaube ich nicht, daß es fehlt. In der Äquatorialplatte der ersten Teilung lassen sich die Chromosomen am besten zählen (Fig. 13). Die Zählung der 48 Doppelchromosomen dieser Platte war zwar nicht leicht, doch kann die Abweichung davon höchstens 1—2 Chromosomen betragen. Bei einer größeren Anzahl von ähnlichen Platten ergaben sich Chromosomenzahlen zwischen 42 und 48. Bei einzelnen erhielt ich höhere Zahlen, zwischen 48—60. Doch sind in diesen Fällen sehr wahrscheinlich einzelne Doppelchromosomen schon mehr oder weniger zerfallen und die Einzelchromosomen liegen nebeneinander in der Äquatorialebene, ähnlich wie auch die Chromosomenzahlen über 24 in dieser Phase der ersten Teilung bei C. pent. zu erklären sind. Fig. 14 zeigt ein Stadium der ersten Teilung von schräg oben, in dem die Chromosomen schon auseinander gewichen sind, sich aber noch nicht in die beiden Tochterplatten eingeordnet haben. Diese lockere Anordnung der Chromosomen beim Auseinanderweichen ist durchaus nicht die normale. Es lassen sich dabei 70—80 Einzelchromosomen erkennen. Gute Diasterstadien der ersten Teilung sind schwer aufzufinden. Fig. 15 zeigt in der oberen Platte 48 Einzelchromosomen, die Zählung war nicht leicht, da der Schnitt etwas schwach differenziert war, es lassen sich aber auch in der unteren Platte sicher über 40 Chromosomen feststellen. In den Interkinesiskernen sind auch bei C. bulb. die Prochromosomen meist deutlich erkennbar. Laibach (1907) wies bei einer Anzahl Cruciferen nach, daß die Zahl der Prochromosomen genau mit der Chromosomenzahl übereinstimmt. Ich versuchte daher bei einer Anzahl Kerne in diesem Stadium diese Zahl festzustellen, kam aber zu keinem Resultate. Wohl erhielt ich sehr häufig Zahlen zwischen 30 und 48, daneben aber auch einzelne niedrigere. In einem Falle fand ich sogar etwa 80 allerdings ganz kleine Prochromosomen. Im Stadium der Äquatorialplatte der zweiten Teilung lassen sich die Chromosomen verhältnismäßig gut zählen (Fig. 16, Taf. XIII). Auch hier ergeben sich in den meisten Zählungen 45—48 Chromosomen. Eine weitere Bestätigung der haploiden Chromosomenzahl 48 gibt Fig. 17, wo wir die Diasterstadien der zweiten Teilung vor uns haben. Auch hier lassen sich in zwei Platten ziemlich sicher 48, in einer dritten annähernd so viele Chromosomen feststellen. Bei der ersten Teilung im Pollenkorn gelang es mir nicht, die Chromosomenzahl festzustellen, wahrscheinlich beträgt sie auch hier 48. Ich versuchte mehrmals somatische Teilungen zu zählen, doch erhielt ich keine auch nur einigermaßen sichere Zählung. So schwankten

die Zählungsresultate bei einem Diasterstadium bei der einen Platte zwischen 53 und 64 Chromosomen, bei der anderen zwischen 55 und 57. Wenn wir annehmen, daß 48 die haploide Zahl ist, so wären in vegetativen Teilungen 96 Chromosomen zu erwarten, eine Zahl, deren Nachweis bei der Kleinheit der Chromosomen und ihrer engen Lagerung in der Äquatorialplatte kaum möglich ist. Auf Grund von Zählungen an Diasterstadien scheint es mir immerhin festzustehen, daß die Chromosomenzahl in den vegetativen Teilungen höher ist als 48, so daß 48 wirklich die haploide Zahl ist.

In einzelnen Knospen sind Antheren, die degenierende Pollenkörner enthalten. Manchmal ist das Plasma dieser Pollenkörner mit Hämatoxylin Haidenhein gelblich gefärbt und zeigt so deutlich, daß es vor der Degeneration steht. In anderen Fällen ist es normal gefärbt. Die Pollenkörner besitzen fertig ausgebildete Membranen mit netzartig verdickter Exine, oft aber sind sie noch im Zusammenhange, während sie in normalen Antheren in diesem Stadium voneinander gelöst sind. Das Plasma ist bei einem Teil der Pollenkörner stark geschrumpft, bei anderen ist es von der Exine losgelöst (Fig. 5), bei einem weiteren Teil ist es anscheinend normal. Es finden sich darunter oft zweikernige Pollenkörner, in einzelnen Antheren bis zu 20%. Diese Zweikernigkeit ist aber nicht sicher das Resultat der progamen Teilung, denn die beiden Kerne sind genau gleich groß, und es ist keine generative Zelle vorhanden. Wahrscheinlich handelt es sich um Störungen bei der homöotypischen Teilung. Bei den zweikernigen Pollenkörnern war wohl die Membranbildung zwischen den Tochterkernen unterblieben, so daß beide Kerne in ein Pollenkorn kamen. Ich glaube nicht, daß sich solche Pollenkörner zu normalen, befruchtungsfähigen entwickeln.

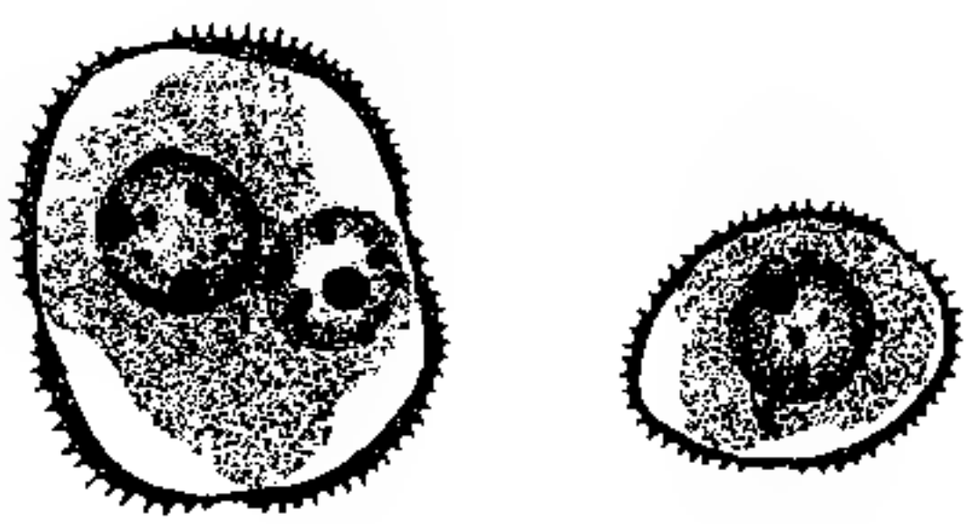


Fig. 5. C. bulbifera. Degenerierende Pollenkörner. $^{1230}/_{1}$.

C. pentaphylla × polyphylla. Die beiden Teilungen in den Pollenmutterzellen gehen bei diesem Bastard im allgemeinen gleich vor sich wie bei den Elternarten. Auch hier zeigen die Äquatorialplatten der Reduktionsteilung 24 Chromosomen. Fig. 18, Taf. XIII zeigt eine Teilung in einer Knospe aus dem Oberseetal. In der gleichen Blüte finden sich auch Interkinesiskerne und fertige Tetraden, bei denen sich keine Anomalien feststellen lassen. Genau gleich verhalten sich auch die Bastarde aus dem Zürcher Oberlande (Fig. 19). Die Bastarde in

Buchs weisen ebenfalls die haploide Chromosomenzahl 24 auf, wie das Diasterstadium von Fig. 20 zeigt. Die beiden Tochterplatten liegen unmittelbar übereinander, und zwar so, daß jedem Chromosom der oberen Platte eines der unteren entspricht. Die Teilungen verlaufen anscheinend in der ganzen Knospe regelmäßig. Wie bei den Elternarten folgt auch bei den Bastarden rasch die zweite Teilung. Fig. 21 zeigt eine Äquatorialplatte mit 24 Chromosomen aus einer Knospe vom Oberseetal, Fig. 22 das Diasterstadium dieser Teilung aus derselben Knospe von Buchs wie Fig. 20. Die untere Tochterplatte der Teilung links wurde dabei weggelassen, da eine klare Zählung nicht möglich war. Auch die Teilung zur Bildung der generativen Zelle findet in solchen Blüten regelmäßig statt.

In einzelnen Knospen von Buchs verlaufen die Teilungen nur bei einem Teil der Pollenkörner regelmäßig. So zeigt Fig. 23 eine Pollenmutterzelle, in deren Plasma etwa 70 Chromosomen ohne jegliche regelmäßige Anordnung verteilt sind. Die benachbarten Pollenmutterzellen zeigen Stadien der zweiten Teilung. Wäre die Teilung in dieser abnormalen Zelle richtig vor sich gegangen, und wären die Chromosomen erst nachher so regellos verteilt worden, so müßten wir 96 erwarten. Die Zahl 70 weist daher darauf hin, daß bei einer der Teilungen Unregelmäßigkeiten vorkamen; bei einem Teil der Chromosomen unterblieb wohl die zweite Teilung. Auch die Größenunterschiede zwischen den Chromosomen sprechen dafür. Darüber, wie sich die Störungen in der ersten Teilung äußerten, fehlen uns Anhaltspunkte. Unmittelbar neben dieser Pollenmutterzelle finden sich andere mit Stadien der zweiten Teilung. Andere Pollenmutterzellen weisen Stadien der ersten Teilung oder Interkinesiskerne auf. Auch hier haben wir es wohl mit Anomalien zu tun. Die Störungen können daher wohl auch eine Verlangsamung der Teilungen bewirken. Da die Vermutung naheliegt, daß in solchen Pollenmutterzellen, wie sie Fig. 23 darstellt, infolge der starken Störung die Bildung der vier Tochterkerne nicht erfolgt, musterte ich die benachbarten Antheren durch, in denen sich fertige Tetraden befanden. Unter diesen fanden sich nur ganz selten Bilder mit nur zweizelligen „Tetraden“, diese können zudem durch Anschneiden entstanden sein. Da sich unter den Tetraden dieser Antheren aber auch solche mit Anomalien finden, nehme ich an, daß auch in Zellen mit ganz verstreuten Chromosomen eine Trennung in vier oder vielleicht auch mehr Kernbezirke stattfindet, und daß dann eine Bildung von vier Kernen stattfindet, die den Chromosomensatz erhalten, der zufällig im Bereiche ihres Kernbezirkes liegt. Für diese Annahme spräche die

ganz verschiedene Größe der Kerne in Fig. 24. In dieser Zelle waren die Chromosomen vielleicht ähnlich im Plasma verteilt, wie dies Fig. 23 zeigt. Die Anordnung der Chromosomen war vielleicht noch etwas weniger regelmäßig als in Fig. 23, so daß bei der Bildung der vier Kerne auf die einzelnen Kernbezirke eine ganz verschiedene Zahl entfiel. Neben diesen abnormalen Teilungen finden sich in diesen Antheren viele anscheinend ganz normale. In Fig. 25 sehen wir eine weitere Abweichung, statt zwei Kernspindeln sind deren drei. Die Entstehung ist nicht eindeutig, es kann sich entweder bei der ersten Teilung ein Teil der Chromosomen im Diasterstadium aus der einen Tochterplatte losgelöst haben und einen besonderen dritten Kern gebildet haben. Vielleicht fand aber auch erst bei der zweiten Teilung eine Spaltung der Kernspindel der Länge nach statt, so daß daraus zwei Spindeln entstanden. Sichere Beobachtungen über die Möglichkeit einer Längsspaltung der Kernspindel in der zweiten Teilung machte ich keine. Aus solchen Pollenmutterzellen mit drei Kernspindeln entstehen dann „Tetraden", die aus sechs Zellen bestehen. Solche finden sich vereinzelt in den benachbarten Antheren. Es können sich aber auch vier Kernspindeln in einer einzigen Pollenmutterzelle vorfinden (Fig. 26). Es bilden sich dann acht Kerne (Fig. 27[1]), 28[2]). Diese Kerne umgeben sich mit Plasma, und aus einer einzigen Pollenmutterzelle können so durch zwei Teilungsschritte acht Pollenkörner entstehen, die natürlich eine gegenüber normalen Pollenkörnern verminderte Chromosomenzahl aufweisen. Es hat den Anschein, als ob aus diesen Zellen dann kleinere Pollenkörner entstehen, die keine Weiterentwicklung mehr erfahren, und deren Plasma frühzeitig degeneriert. Ob aus solchen abnormalen Teilungen gelegentlich auch befruchtungsfähige Pollenkörner gebildet werden, läßt sich wohl kaum nachweisen. Es wäre dies ein Weg auf dem bei Befruchtung Formen mit neuen Chromosomenzahlen entstehen könnten. Es scheint aber wahrscheinlich, daß diese Pollenkörner einen Teil der degenerierenden Pollenkörner liefern, die sich in den meisten Bastardblüten finden. Fig. 29 zeigt, daß Störungen auch noch in späteren Stadien auftreten können[3]). Es sind hier in der vegetativen Zelle 24 Chromosomen unregelmäßig im Plasma verteilt, während in der generativen Zelle schon der Kern gebildet ist. Die Ursache der

1) In dieser Blüte fanden sich in einer benachbarten Anthere mit Tetraden, die eben vor dem Zerfalle standen, unter 100 Tetraden 88 anscheinend normale, und 12 mit mehr als 4 Zellen.

2) Stammt aus einer anderen Blüte vom gleichen Standort.

3) Stammt aus einer Blüte aus dem Zürcher Oberlande.

Störung beruht hier sicher nicht auf einer Verschiedenheit der Zahl der Chromosomen, da wir ja 24 haben, wie bei normalen Teilungen, die Tetradenteilung, die zur Bildung dieses Pollenkorns führte, muß also regelmäßig verlaufen sein.

c) Untersuchungen am ausgebildeten Pollen.

Bei allen untersuchten Arten findet die Bildung der generativen Zelle ziemlich bald nach dem Zerfall der Tetrade und der Membranbildung statt. Die Teilung des Kernes dieser Zelle in die beiden Spermakerne, konnte ich nirgends beobachten, aber die Pollenkörner in den offenen Blüten zeigen überall die beiden Spermakerne. Die fertigen Pollenkörner von C. bulb. und von den Bastarden C. pent. × pol. zeigen bedeutende Größenunterschiede (Fig. 6a—d), was mich veranlaßte, eine vergleichende Messung durchzuführen. Von jeder der drei Arten C. pent., pol., und bulb., sowie vom Bastard C. pent. × pol. von den drei verschiedenen Standorten, maß ich aus 20 Blüten je 20 Pollenkörner, von einer Art also 400 Pollenkörner. Die Resultate dieser Messungen sind in Fig. 7 graphisch dargestellt[1]). Bei C. pent. und C. pol. erhalten wir ein Bild, das mehr oder weniger die Zufallskurve wiedergibt. C. pent. zeigt als Abweichung davon einen kleinen Nebengipfel bei der Größenklasse 6,5—7,5. C. bulb. vom Standort in Buchs zeigt ebenfalls die Zufallskurve, nur ist der Gipfel etwas niedriger, da mehr kleinere Pollenkörner vorhanden sind, als bei den übrigen Arten. Die durchschnittliche Größe der Pollenkörner ist bei C. bulb. etwas kleiner, als bei den anderen beiden Arten, der Gipfel der Kurve liegt in der Größenklasse 8,5—9,5, während er bei C. pol. und C. pent. in der Klasse 9,5—10,5 liegt. Ein abweichendes Bild

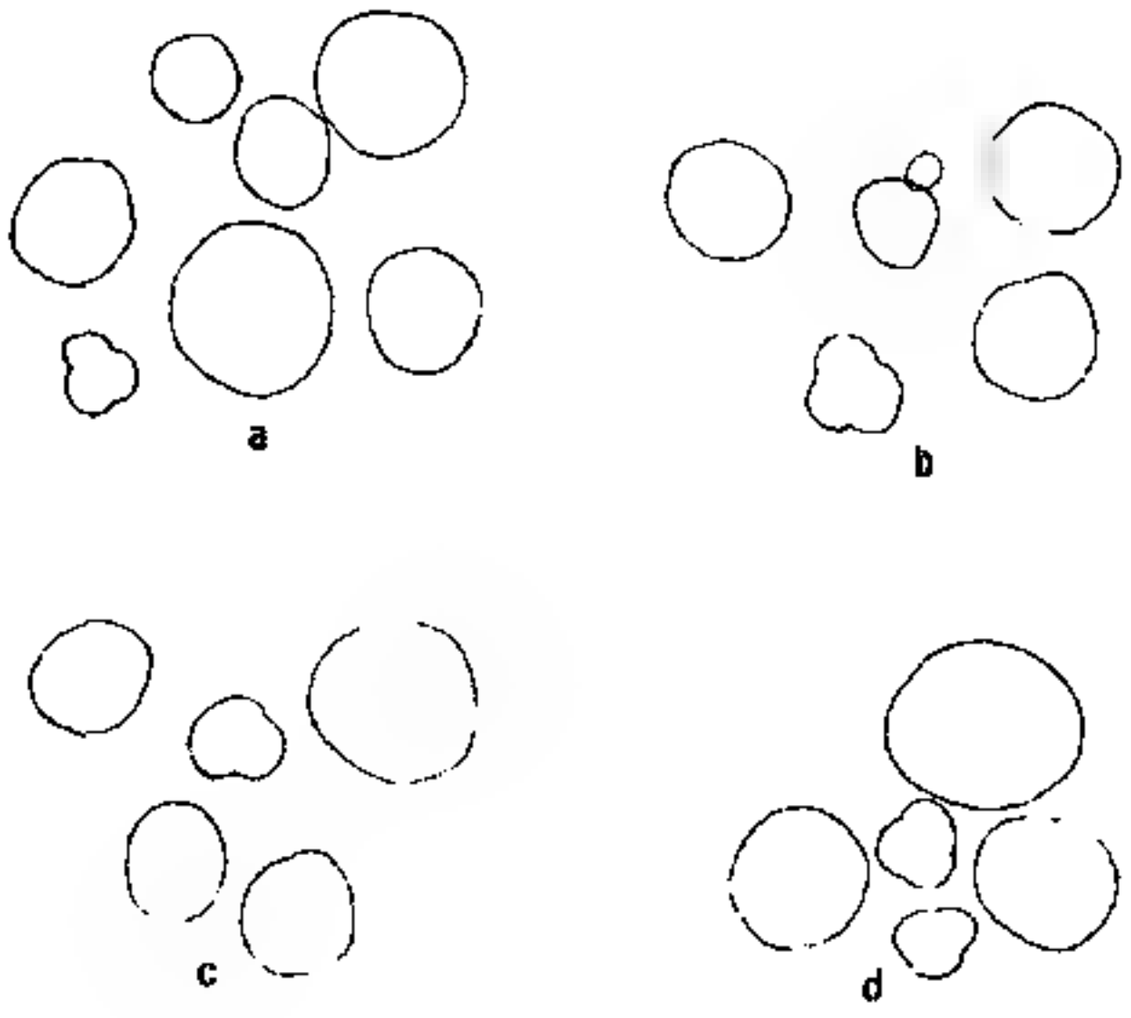


Fig. 6. Größenunterschiede der Pollenkörner. $^{340}/_{1}$. a) C. bulbifera, Buchs. b) C. bulbifera, Brusino. c) C. pentaphylla × polyphylla, Zürch. Oberland. d) Selber Bastard, Buchs.

1) Die Messungen wurden ausgeführt mit Leitz-Apochromat 3 mm und Meßokular 6. Ein Teilstrich mißt 2,6 μ. Die Messungen wurden an Alkoholmaterial ausgeführt, das bei C. bulb. 1919, bei den übrigen Arten 1917—1919 fixiert worden war.

zeigen die Messungen der Pollenkörner aus Blüten von Brusino. Der Hauptgipfel der Kurve liegt hier zwischen 9,5 und 10,5 doch wohl näher an 9,5. Außerdem findet sich ein Nebengipfel bei der Größenklasse 6,5—7,5 (Frequenz bei 6,5—7,5 = 74; bei 7,5—8,5 = 44; bei 9,5—10,5 = 128). Diese Verschiedenheit des Pollens von Brusino und von Buchs veranlaßte mich zur Messung von weiteren je 200 Pollenkörnern, die das vorherige Resultat bestätigen. Da aber einzelne Blüten von Buchs analoge Größendifferenzen der Pollenkörner zeigten wie die von Brusino, führte ich bei zwei Blüten von Buchs Messungen aus, bei jeder Blüte aus einer kürzeren und einer längeren Anthere bei je 400 Pollenkörnern. Die Resultate finden sich in Tab. 26. Blüte I zeigt im längeren Staubblatt eine ziemlich geringe Anzahl kleinerer Pollenkörner, in der kürzeren Anthere ist die Gesamtzahl der kleineren Pollenkörner größer, aber ein Nebengipfel ist auch hier kaum angedeutet. Im Gegensatz dazu zeigen beide Antheren von Blüte II einen deutlichen Nebengipfel in der Größenklasse 7—8. Auch hier ist die absolute Zahl

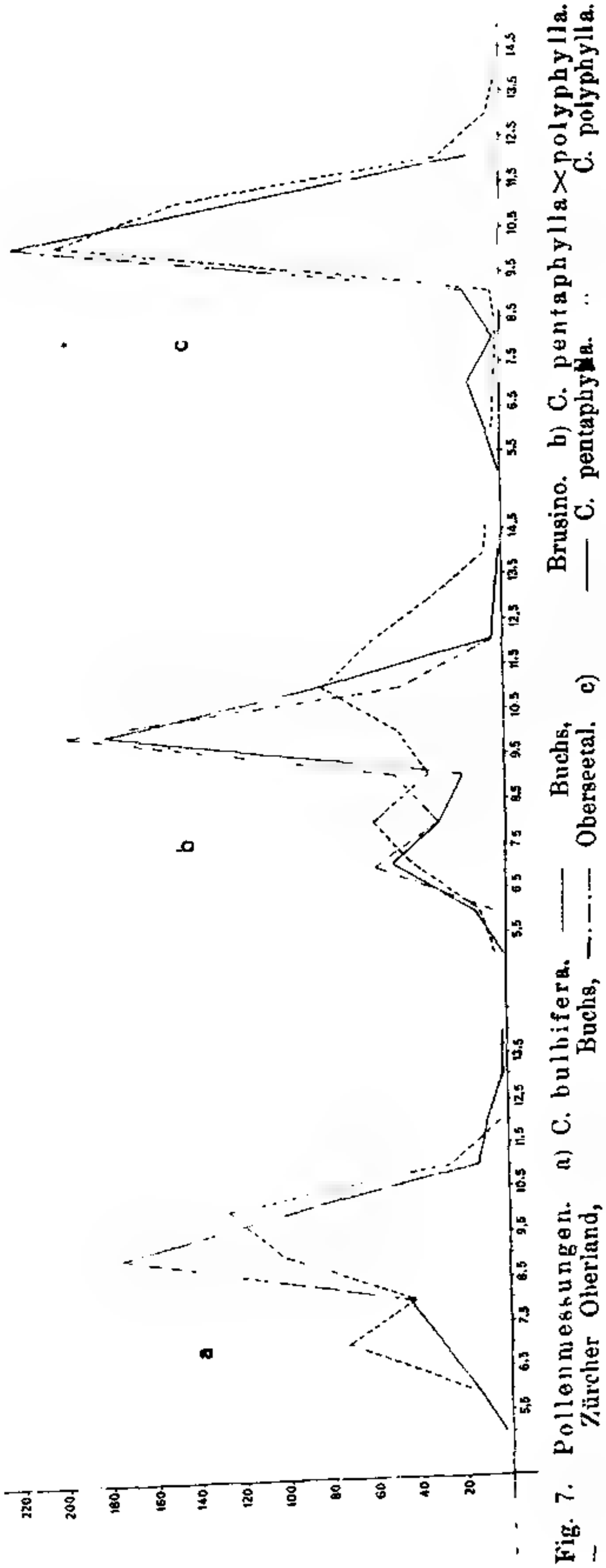


Fig. 7. Pollenmessungen. a) C. bulbifera. —— Buchs, —·—·— Oberland, Zürcher Oberseetal. c) —— C. pentaphylla. Brusino. b) C. pentaphylla×polyphylla.

Pollenmessungen, C. bulbifera. **Tab. 26.**

	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6 7	7—8	8—9	9—10	10—11	11 12	12—13	13—14	14—15	15—16	16—17	17—18	18—19	19—20	20—21	21—22	22—23
Blüte I langes Staubblatt	—	—	—	2	—	22	22	12	41	236	66	14	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—
kurzes Staubblatt	—	—	1	1	—	10	33	47	46	133	100	27	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Blüte II langes Staubblatt	—	—	1	—	7	15	50	26	23	101	77	54	19	8	6	8	—	1	2	—	1	1
kurzes Staubblatt	—	—	—	15	29	51	22	45	132	64	22	8	6	3	2	1	—	—	—	—	—	—

der kleineren Pollenkörner in der kürzeren Anthere etwas größer, doch läßt sich nur auf Grund dieser beiden Zählungen kein weiterer Schluß über eine gegenseitige Beziehung ziehen. Auffallend sind bei Blüte II in der längeren Anthere die bedeutenden Schwankungen in der Pollengröße, es finden sich vereinzelt Pollenkörner, die die doppelte Größe des Durchschnitts der Pollenkörner erreichen. Die größeren Pollenkörner besitzen sehr oft vier Keimporen, während die übrigen nur deren drei aufweisen. Das Fehlen eines Nebengipfels in der Kurve der Pollenkörner von Buchs (Fig 7a) läßt sich so erklären: Bei einem Teil der Blüten zeigt eine Verteilung der Pollenkörner nach Größenklassen ein ähnliches Bild wie bei C. pent. und C. pol. (Fig. 7c). Bei einem anderen Teil der Blüten lassen sich aber deutlich zwei Größenordnungen von Pollenkörnern feststellen, die bei graphischer Darstellung eine zweigipflige Kurve ergeben würden. Unter den Blüten dieser Zählungen von Buchs finden sich aber auch einzelne, bei denen sich die mittlere Größe der Pollenkörner mehr der Klasse 7,5—8,5 nähert. Durch alle diese Faktoren wird die Zweigipfligkeit der Kurve der Blüte vom Typus II verdeckt.

Ganz ähnliche Unterschiede in der Größe der Pollenkörner wie bei den Blüten von C. bulb. von Brusino finden sich auch bei den Bastarden C. pent×pol. (Fig. 7b). Beim Pollen der Blüten vom Zürcher Oberlande und aus dem Oberseetale zeigen sich auch zwei Gruppen von Pollenkörnern, eine kleinere Anzahl, deren mittlere Größe in der Größenklasse 6,5—7,5 liegt, eine größere Anzahl, deren durchschnittliche Größe zwischen 9,5 und 10,5 liegt. Bei der Kurve der Blüten von Buchs, die ja auch in der Reduktionsteilung die meisten Anomalien aufwiesen, ist der Gipfel in der höheren Größenklasse bedeutend niedriger, und nur wenig höher als der erste Gipfel. Der ab-

steigende Ast des zweiten Gipfels verläuft bedeutend flacher, als bei den Bastarden von den anderen Standorten, wir haben bei dieser Form bedeutend mehr größere Pollenkörner. Im Hinblick auf die Resultate der Untersuchungen über die Tetradenteilung liegt die Vermutung nahe, daß die große Zahl kleinerer Pollenkörner durch Unregelmäßigkeiten der Teilungen bei der Ausbildung der Kerne bewirkt wurde. Auffallend ist dabei aber, daß sich diese Erscheinung auch bei C. bulb. zeigt, wo ich keine analogen Störungen in den Teilungen beobachtet hatte. Allerdings hatten ja einige Knospen anormale 1—2kernige Pollenkörner gezeigt, deren Entstehung ich nicht verfolgen konnte, aber überzählige Tetraden hatte ich bei C. bulb. nie beobachtet. Ich versuchte daher die Resultate der Messungen in Zusammenhang mit der Ausbildung der Kerne in den Pollenkörnern zu bringen. Die Pollenmessungen waren in der Weise ausgeführt worden, daß der Inhalt einer Antherе vom Alkoholmaterial direkt auf den Objektträger ausgedrückt wurde. Eine Messung an Schnitten hätte zu unzuverlässigen Resultaten geführt. Eine gute Färbung, die sicher die Kerne erkennen ließ, war aber auf diese Weise nicht möglich. Ich drückte daher einzelne Antheren direkt in Celloidin aus, das ich in Äthyläther gelöst auf dem Objektträger ausbreitete. Es entstand ein dünner Celloidinbelag, in dem sich die Pollenkörner mit Haidenheinscher Farblösung färben ließen. Allerdings wird dabei leicht die ganze Celloidinschicht im Wasser abgelöst, die Methode ist daher ziemlich mühsam. Immerhin erhielt ich einige gute Präparate, die mir eine Vergleichung des Pollens ermöglichten. Die Großzahl der Pollenkörner zeigt deutlich den vegetativen und die beiden Spermakerne, oft ist der vegetative oder die beiden anderen etwas schwächer gefärbt. Die kleinen Pollenkörner beim Bastard C. pent.×pol. erweisen sich meist als leer, die Exine ist noch intakt, aber der plasmatische Inhalt ist verschwunden. Bei einzelnen dieser kleinen Pollenkörner ist das Plasma noch erhalten.

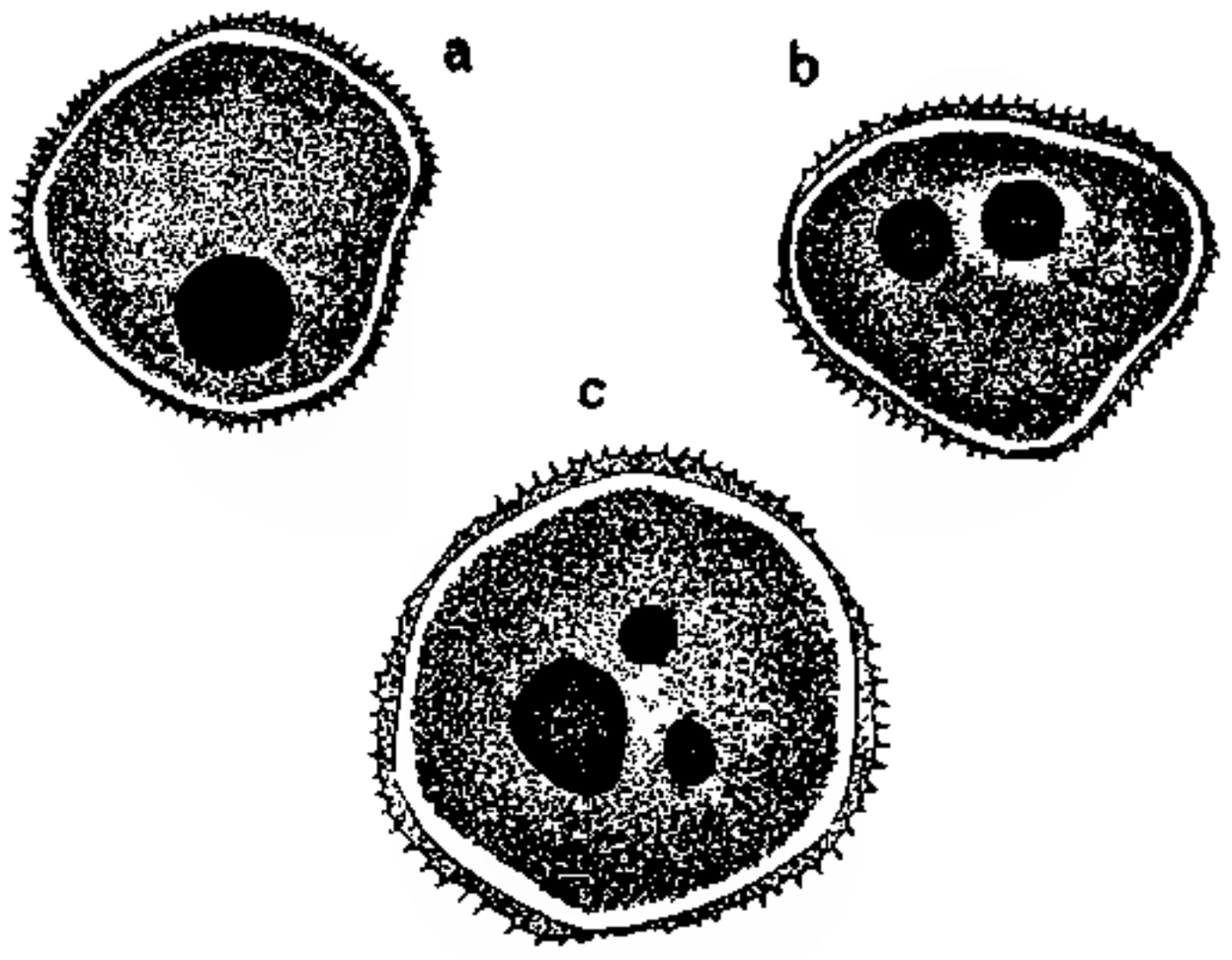


Fig. 8. Pollenkörner aus einer offenen Blüte vom Bastard C. pentaphylla×polyphylla von Buchs $^{1230}/_{1}$.

Es findet sich darin entweder ein einziger Kern (Fig. 8a), wobei die Färbung des Plasmas meist zeigt, daß der Inhalt bald zugrunde geht, oder vereinzelt finden sich auch zwei Kerne (Fig. 8b), oder aber es sind wie bei den normalen Pollenkörnern drei Kerne vorhanden (Fig. 8c). Bei den zweikernigen unterblieb wohl die Teilung des generativen Kerns, wahrscheinlich sind sie nicht mehr entwicklungsfähig, während die kleinen dreikernigen Pollenkörner wahrscheinlich entwicklungsfähig sind. Die meisten der kleinen leeren Pollenkörner waren wahrscheinlich nur ein- oder zweikernig. Ich machte auch bei einer Anthere von C. pent.×pol., wo bei den meisten Pollenkörnern die Zahl der Kerne noch feststellbar war, einige Messungen und erhielt folgende Resultate[1]):

	Pollenkörner	durchschnittliche Größe
1) Pollenkern leer	31	7,0
2) „ mit 1 Kern	63	7,9
3) „ „ 2 Kernen	19	8,0
4) „ „ 3 „	30	8,8

Wahrscheinlich stammt ein Teil der kleinen, degenerierenden Pollenkörner aus unregelmäßigen Teilungen, wie sie zur Bildung von überzähligen Tetraden führen, wie ich sie in Knospen von Bastarden von Buchs und vom Zürcher Oberlande fand. Wie wir sahen, können sich aber Störungen gelegentlich auch erst bei der Bildung der generativen Zelle bemerkbar machen. Es ist daher anzunehmen, daß in einer Anzahl Pollenkörner, deren Teilungen normal verliefen und die die normale Chromosomenzahl besaßen, sich eine Entwicklungshemmung erst nach dem Zerfall der Tetraden bemerkbar machte, indem bei ihnen die Teilung, die zur Bildung des generativen Kerns führt, unterblieb. Solche Pollenkörner blieben einkernig. In anderen Pollenkörnern unterblieb die Teilung des generativen Kerns, und sie blieben zweikernig.

Bei C. bulb. waren fast alle kleinen Pollenkörner leer oder dann normal dreikernig. Nur ganz vereinzelt fanden sich ein- bis zweikernige Pollenkörner. Auch hier liegt der Schluß nahe, daß in den meisten dieser kleinen Pollenkörner keine weitere Teilung mehr erfolgte nach dem Zerfall der Tetraden, und daß die Degeneration des Plasmas auf der Stufe des Ein- oder höchstens Zwei-Kernstadiums stattfand. Über den Grund der Hemmung in diesem Entwicklungsstadium fehlen mir

---

1) Die Pollenkörner stammen aus einer Blüte des Bastards C. pent.×pol. von Buchs. Die Maße sind etwas kleiner, als bei den früheren Messungen, da durch die Färbung und Einbettung in Xylol-Kanadabalsam eine leichte Schrumpfung der Exine aller Pollenkörner eintrat.

aber Beobachtungen. Ebenso fehlen Beobachtungen über die Herkunft der vereinzelten kleinen Pollenkörner bei C. pol. und C. pent.

Die Pollenmessungen ergeben uns daher einen Maßstab für den Grad der Entwicklungshemmung der Pollenkörner bei den verschiedenen Arten. Sie geben uns aber noch keinen absoluten Maßstab über die Fertilität des Pollens, denn eine Reihe von leeren Pollenkörnern besitzen die Größe von normal entwickelten Körnern, andererseits sind ja auch einzelne Pollenkörner von der Größe der einkernigen ganz normal ausgebildet. Tab. 27 gibt für eine Anzahl Blüten das Verhältnis des befruchtungsunfähigen (leeren oder einkernigen) zum anscheinend normalen Pollen. Wir sehen bei den beiden normalen Arten eine Pollen-

Pollensterilität. **Tab. 27.**

Art und Herkunft der Blüte	Guter Pollen	Schlechter Pollen	% des schlechten Pollens
1. C. pentaphylla, Morschach	96	19	17
2. C. polyphylla, Buchs	753	65	8
3. „ Oberseetal	80	16	17
4. C. bulbifera, Buchs	672	110	14
5. „ „	621	326	34
6. „ „	169	109	39
7. „ Brusino	291	72	20
8. „ „	300	167	36
9. „ „	428	347	45
10. „ „	180	208	54
11. C. pent. × pol., Zürcher Oberland .	375	87	19
12. „ „ „ „ .	382	125	25
13. „ „ „ „ .	244	335	58
14. „ „ Oberseetal . . .	587	146	20
15. „ „ Buchs	243	376	61
16. „ „ „	103	263	72

sterilität von 8—17 %, wobei aber die Zahl 17 % auf einer verhältnismäßig geringen Zahl gezählter Pollenkörner beruht. Bei C. bulb. von Buchs finden wir 14 –39 % schlecht entwickelten Pollen, bei Blüten aus Brusino 20 –54 %. Trotzdem nur Pollen aus sieben Blüten von C. bulb. gezählt wurde, läßt sich doch erkennen, daß diese Art eine bedeutend höhere Durchschnittszahl von entwicklungsunfähigen Pollenkörnern aufweist, als C. pent. oder C. pol.

Analoge Verhältnisse treffen wir beim Pollen der Bastarde vom Zürcher Oberlande. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse bei den Bastarden im Oberseetale gleich, doch wurde nur eine Zählung von dieser Form ausgeführt. Eine sehr hohe Pollensterilität finden wir bei

den Exemplaren von Buchs. Es war dies zu erwarten auf Grund der häufigen Anomalien bei der Reduktionsteilung und der abnormalen Größenunterschiede bei der Pollenmessung.

d) Die Keimung der Pollenkörner.

Zur Untersuchung der Keimfähigkeit des Pollens versuchte ich im März und April 1920 Pollen von C. pol., pent., pin., bulb. und dem Bastard C. pent.×pin. zur Keimung zu bringen. In 1% Rohrzuckerlösung hatten nach 15—18 Stunden bei allen Arten $^1/_3$—$^3/_4$ der Pollenkörner gekeimt. Bei einem Teil der Körner wurde einfach das Plasma ausgepreßt mitsamt dem Kern, ohne daß Schlauchbildung stattfand. Die Keimung der Pollenkörner scheint stark vom Alter des Pollens abhängig zu sein. Wegen der geringen Zahl der Versuche ließ sich kein Vergleich über die Keimfähigkeit bei den verschiedenen Arten durchführen, doch steht fest, daß der Prozentsatz der keimenden Pollenkörner bei C. bulb. ebenso groß sein kann, wie bei einer anderen Art, ebenso beim Bastard C. pent.×pin. Die gekeimten Pollenschläuche wurden mit Jod fixiert und mit Hämatoxylin nach Haidenhein gefärbt. Die Verteilung der Kerne zeigte keine wesentlichen Unterschiede bei den verschiedenen Formen, ich halte mich daher vor allem an C. bulb. In den Pollenschläuchen geht meist der langgestreckte, oft ganz unregelmäßig geformte, vegetative Kern den beiden Spermakernen voraus (Fig. 9a), doch finden sich auch Pollenschläuche, in denen der vegetative Kern den beiden Spermakernen folgt (Fig. 9b). Es hat dabei den Anschein, als versuche er an den beiden Spermakernen vorbeizuwandern. Gelegentlich liegt er zwischen den beiden Kernen (Fig. 9c). Oft ist der vegetative Kern stark in die Länge gezogen (Fig. 9d), in dieser Figur ist auch der eine der beiden Spermakerne dem anderen ziemlich weit voraus.

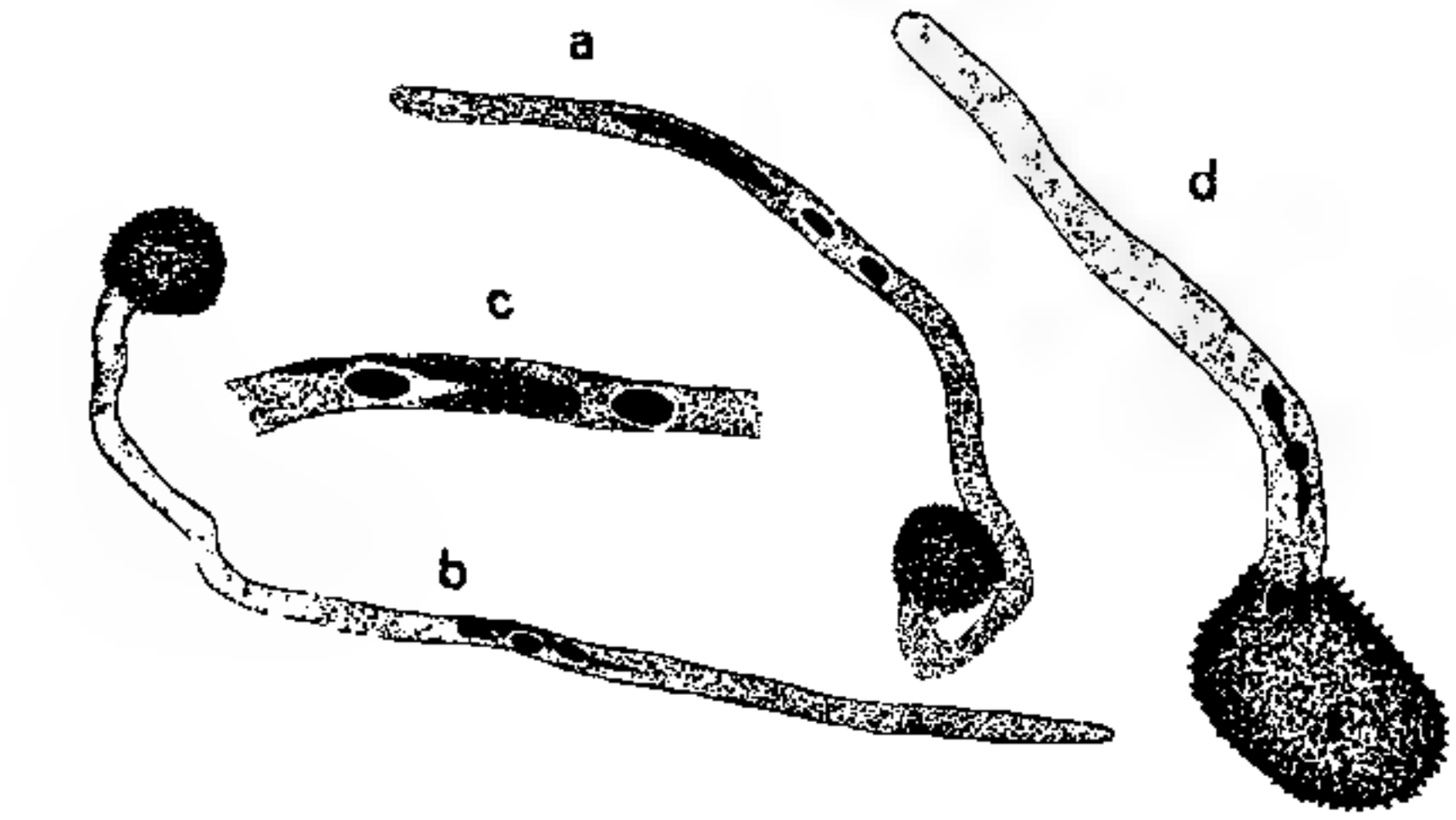


Fig. 9. Pollenkeimung. a) C. bulbifera, $^{310}/_1$, b) C. bulbifera, $^{310}/_1$, c) C. bulbifera, $^{555}/_1$, d) C. pinnata, $^{620}/_1$.

Zusammenfassung. Die zytologische Untersuchung der Pollenentwicklung zeigt, daß die beiden Teilungen in der Pollenmutterzelle

bei C. pentaphylla, polyphylla und pinnata regelmäßig vor sich gehen, alle drei Arten besitzen in der haploiden Phase 24 Chromosomen. Bei C. bulbifera ist 48 die haploide Chromosomenzahl. Die Teilungen verlaufen auch bei dieser Art regelmäßig, doch finden sich hier gelegentlich Antheren mit ein- bis zweikernigen, entwicklungsunfähigen Pollenkörnern, bei denen die Teilungen entweder ganz unterdrückt wurden, oder unregelmäßig verliefen. Die Bastarde C. pentaphylla × polyphylla von drei Standorten zeigen meist regelmäßige Teilungen, wie die Elternarten, auch mit der haploiden Chromosomenzahl 24, doch finden sich einzelne Blüten, bei denen starke Störungen auftreten. Diese können sich äußern in einer regellosen Verteilung der Einzelchromosomen auf das ganze Protoplasma, in der Bildung ganz ungleich großer Interkinesis- und Tetradenkerne, dem Auftreten von 3—4 Teilungsspindeln, die zu 6—8kernigen „Tetraden" führen. Auch bei der Teilung des progamen Kerns können noch Unregelmäßigkeiten auftreten. Der fertige Pollen zeigt bei C. bulbifera und den spontanen Bastarden C. pentaphylla × polyphylla auffallende Größenunterschiede zwischen den einzelnen Pollenkörnern, die bedeutend häufiger auftreten als bei den beiden Arten C. pentaphylla und C. polyphylla. Eine graphische Darstellung ergibt bei C. bulbifera und den Bastarden meist eine deutlich zweigipflige Kurve. Die meisten der kleinen Pollenkörner enthalten kein Protoplasma mehr, wahrscheinlich ist die Entwicklung im ein- oder zweikernigen Stadium gehemmt worden. Der Prozentsatz des befruchtungsunfähigen Pollens ist im Durchschnitt bei C. bulbifera und bei den Bastarden C. pentaphylla × polyphylla bedeutend höher als bei C. pentaphylla und C. polyphylla. Versuche über Pollenkeimung erwiesen die Keimfähigkeit des Pollens bei den drei normalen Arten C. pentaphylla, C. polyphylla und C. pinnata, sowie bei C. bulbifera und dem Bastard C. pentaphylla × pinnata.

2. Die Entwicklung der Samenanlagen.

Die Entwicklung der Samenanlagen wurde für eine Anzahl Arten der Gattung Cardamine von Vandendries (1909, 1912) untersucht. Er fand dabei eine aufsteigende Reihe von C. pratensis bis C. impatiens. Bei C. pratensis werden 12 Archesporzellen ausgebildet, wobei bei der Entwicklung des Archespors alle Zellen die Tetradenteilung beginnen. Die meisten führen beide Teilungen durch, die kleineren, peripheren Zellen oft nur eine. Die basale Zelle einer einzigen Tetrade wird zum Embryosack. Ähnlich verhält sich C.

amara, doch sind hier weniger Archesporzellen, und der Zerfall derjenigen Tetraden, die keine Embryosäcke entwickeln, erfolgt rascher. Bei C. hirsuta und silvatica werden wohl noch 6—1, meist deren drei Archesporzellen angelegt, aber es wird nur eine Tetrade gebildet. Bei C. impatiens endlich differenziert sich vom Anfang an nur noch eine Archesporzelle. Vandendries hat diese fortschreitende Reduktion in der folgenden Tabelle zusammengefaßt. Eine ähnliche Abstufung

Cardamine pratensis	C. amara	C. hirsuta C. sylvatica	C. impatiens
Cellules initiales nombreuses produisant des sporocytes en nombre double	Sporocytes en nombre variable	6 á 1 sporocyte	1 sporocyte
Tétrades multiples	Tétrades multiples	1 tétrade	1 tétrade
Désorganisation lente des tétrades frappées de stérilité	Désorganisation rapide		
Différenciation tardive de la cellule fertile définitive	Différenciation précoce de la cellule fertile définitive		

besteht auch in der Gattung Sisymbrium. Das Archespor der vier untersuchten Dentaria-Arten schließt sich dem von C. amara an. Die Entwicklung der Archesporzellen und der Embryosäcke verläuft im wesentlichen bei allen vier Arten gleich, ich halte mich daher bei der Besprechung vorwiegend an C. bulb. und beziehe mich nur auf die anderen Arten, wo Abweichungen vorkommen.

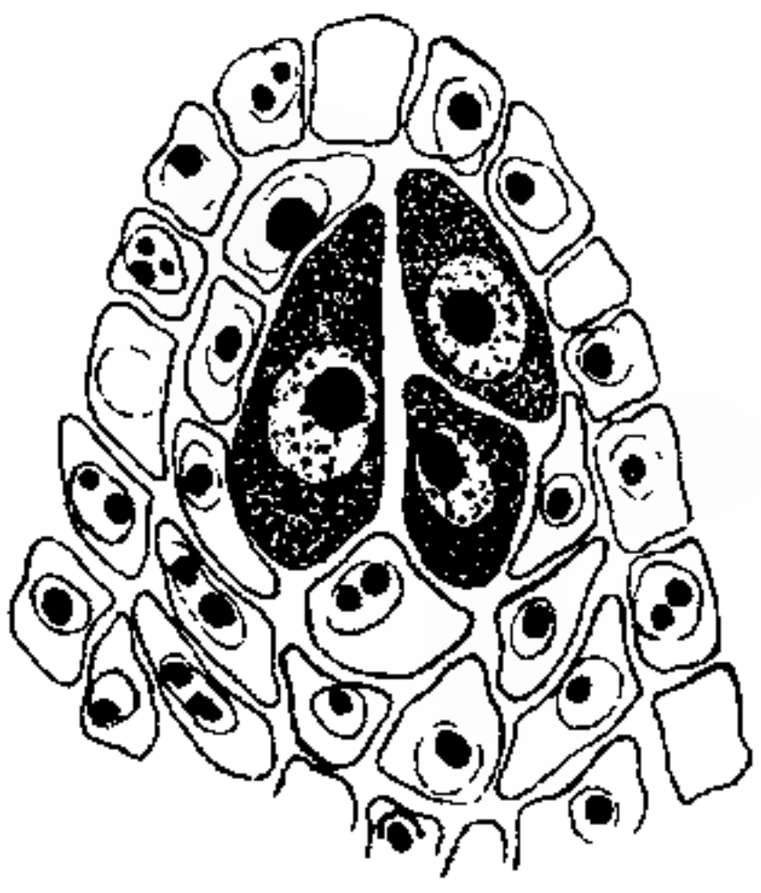
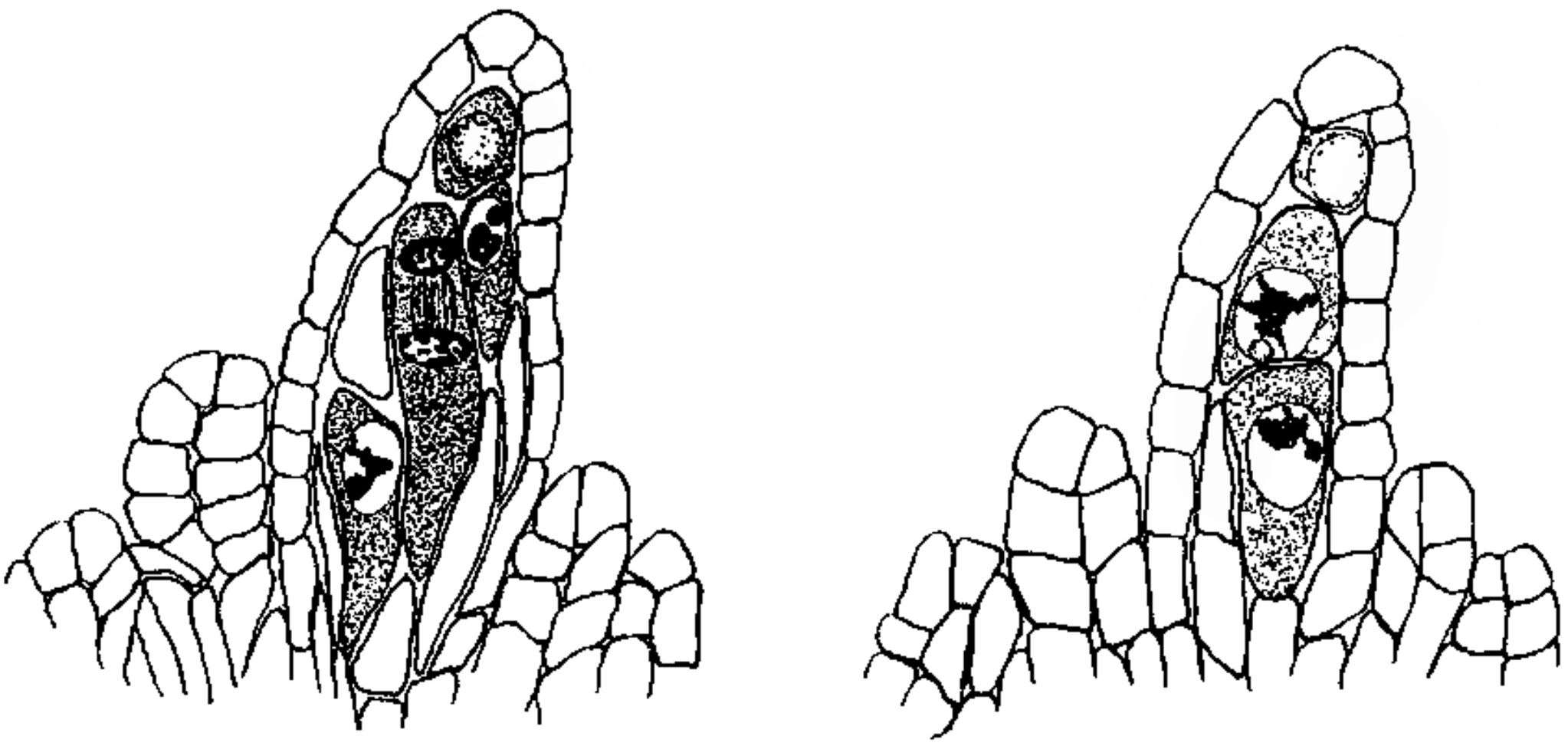


Fig. 10. C. bulbifera. Nucellus einer Samenanlage mit Archespor. $^{670}/_{1}$.

Das Archespor der Dentaria-Arten ist mehrzellig. Die meisten Archesporzellen lassen sich bei der Färbung mit Hämatoxylin nach Haidenhein leicht erkennen, da sie die Farbe stärker speichern (Fig. 10), doch läßt sich bei manchen peripheren Zellen nicht sicher entscheiden, ob sie noch zum Archespor zu rechnen sind. Die Zahl der Archesporzellen schwankt zwischen 6—12, wir haben es jedenfalls nicht mit einer festen Zahl zu tun. Eine eindeutige Unterscheidung der Archesporzellen von den sterilen Nucelluszellen ist erst im Synapsisstadium möglich. Eine Vergleichung der Synapsisstadien von C. pol. und C. bulb. ergab keine Unterschiede. Doch ist auch hier, wie bei

der Pollenentwicklung, eine genaue Beobachtung der Schleifenbildung und der folgenden Stadien wegen der Kleinheit der Kerne nicht möglich, so daß wohl Unterschiede vorbanden sein können, die ich nicht wahrnahm. Fig. 11a u. b zeigen zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch den Nucellus einer Samenanlage von C. bulb. Die Integumente beginnen sich zu entwickeln, in den Antheren sind eben die Pollentetraden auseinandergefallen. Die eine der Archesporzellen hat gerade die heterotypische Teilung beendet. Obschon ich mehrmals Bilder dieser ersten Teilung fand, gelang es mir nirgends die Chromosomenzahl auch nur einigermaßen sicher festzustellen. Bilder, die eine Zählung der Chromosomen im Diakinesestadium ermöglichen, sind selten. Immerhin zeigt Fig. 13c ein Diakinesestadium einer sich spät entwickelnden



a b

Fig. 11. C. bulbifera. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch den Nucellus einer Samenanlage. Reduktionsteilung und Synapsisstadien. $^{100}/_{1}$.

Archesporzelle mit sicher über 40, aber jedenfalls nicht über 48 Chromosomenpaaren; daraus läßt sich schließen, da ja 48 die haploide Chromosomenzahl ist bei C. bulb., daß auch die weiblichen Sexualzellen ihre Entwicklung mit der reduzierten Chromosomenzahl durchführen. Einige der Archesporzellen bleiben meist im Synapsisstadium stehen. Sie vermögen sich dabei während längerer Zeit zu behaupten, oft finden wir neben dem chalazalen Teil des Embryosackes Zellen, deren Kerne Synapsisbilder zeigen. Die Bildung der Tetraden aus den Archesporzellen, die sich weiter entwickeln, erfolgt, wie schon Fig. 11 zeigt, durchaus nicht gleichzeitig. Fig. 12 zeigt eine fertige Tetrade neben einer Anzahl Archesporzellen im Synapsisstadium. Die Abgrenzung der basalen Zelle nach unten ist im Präparat nicht sicher erkennbar, da noch eine weitere

Archesporzelle (die nicht gezeichnet wurde) unmittebar darüber liegt. Immerhin scheint sie nach unten bedeutend verlängert zu sein. In den folgenden Stadien ist die Beobachtung meist sehr schwierig. Die Integumente nähern sich dem Nucellusscheitel und schließen darüber zusammen, im Nucellus selbst finden wir Synapsisstadien, Tetraden und sich entwickelnde Embryosäcke. Nur selten gelingt es, Bilder zu finden, die eine klare Scheidung der verschiedenen Entwicklungsstadien ermöglichen. Fig. 13 zeigt uns 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch einen Nucellus in dieser Phase. Die basale Zelle einer Tetrade hat sich zum einkernigen Embryosack entwickelt, die Schwesterzellen sind schon im Zerfall begriffen. Daneben finden wir in a die Bildung einer Tetrade. Die zweite Teilung ist dabei in den beiden Tochterzellen der heterotypischen Teilung nicht gleichweit vorgeschritten, in

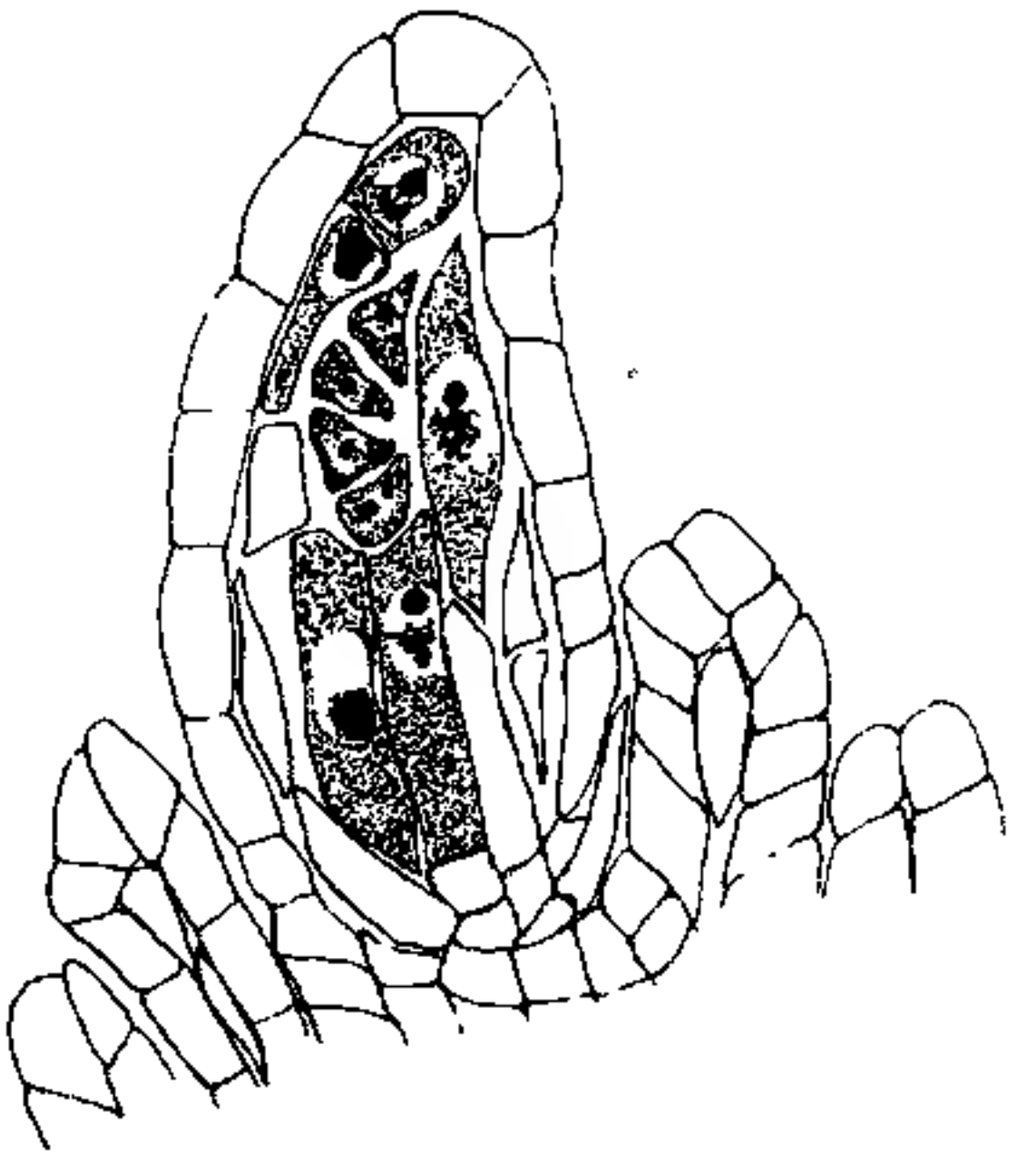
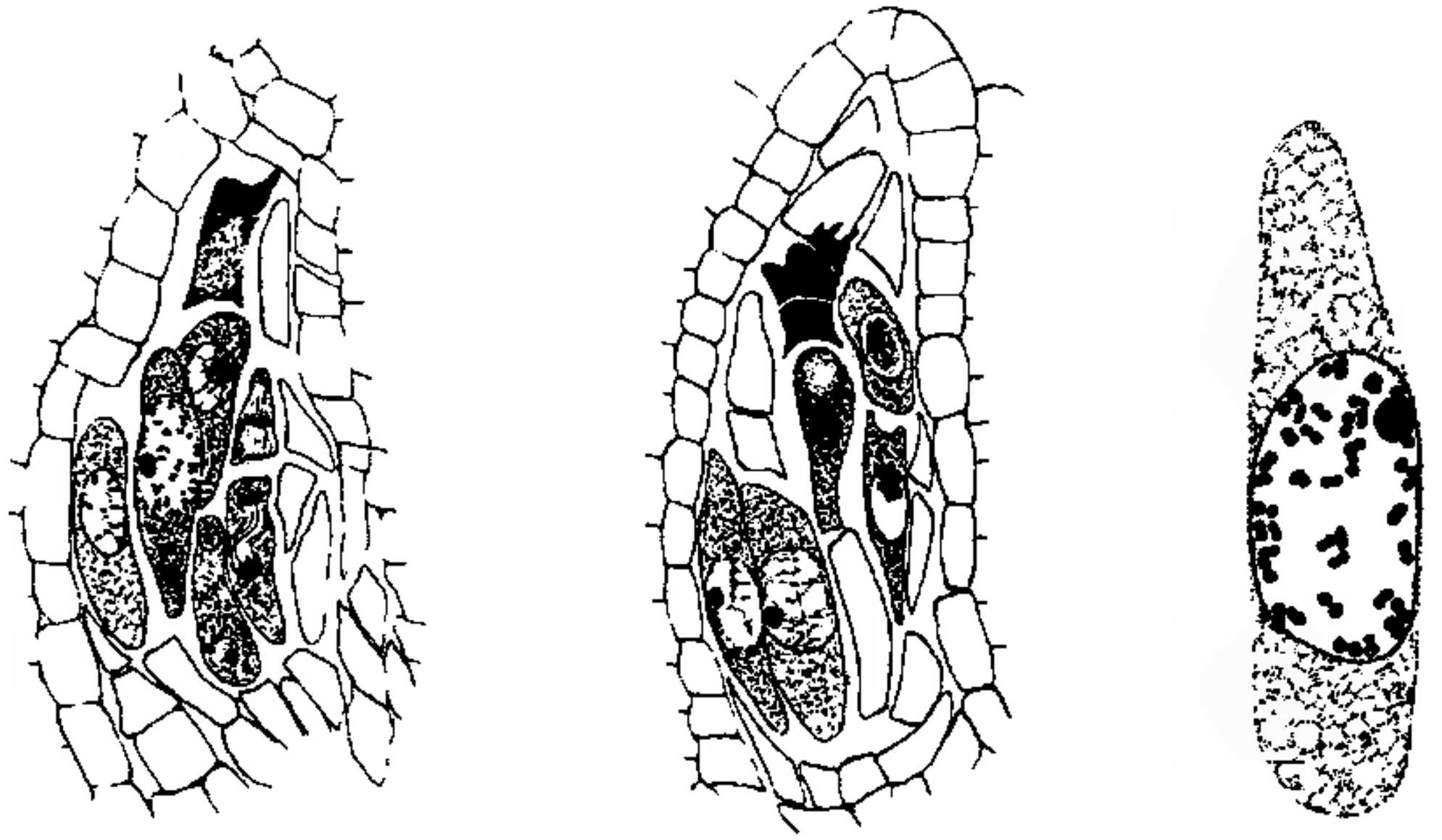


Fig. 12. C. bulbifera. Schnitt durch den Nucellus. Tetrade und Synapsisstadien. $^{480}/_{1}$.



a b c

Fig. 13. C. bulbifera. Schnitte durch den Nucellus. a) Synapsisstadien, homöotypische Teilung. $^{400}/_{1}$. b) Embryosackzelle und verdrängte Tetradenzellen. Synapsisstadien. $^{400}/_{1}$. c) Diakinesestadium aus a. $^{1330}/_{1}$.

der oberen sind die Chromosomen noch in der Äquatorialplatte, während sie unten schon ganz an die Pole der Teilungsspindel gerückt sind. Diese Erscheinung findet sich nach Vandendries (1909, p. 419) auch bei der Reduktionsteilung in den Samenanlagen von C. pratensis. Unmittelbar links von der unteren Teilungsfigur findet sich eine längliche, zweikernige Zelle, deren Bedeutung mir nicht klar ist. Es liegt zwar die Annahme nahe, daß es sich um einen jungen, zweikernigen Embryosack handelt, der auf normalem Wege aus einer Tetrade hervorging, doch fehlt jede Spur von verdrängten Tetradenzellen. Es ist daher wahrscheinlicher, daß wir es mit einer Embryosackmutterzelle zu tun haben, die die erste Teilung durchgeführt hatte, wobei aber die Scheidewand nicht ausgebildet wurde. Wahrscheinlich findet keine weitere Entwicklung dieser Zelle mehr statt, denn ähnliche Zellen finden sich häufig in den Samenanlagen offener Blüten am chalazalen Ende des Nucellus, und dort entwickeln sie sich nicht mehr weiter. Eine ähnliche Erscheinung findet sich nach Peter (1920, p. 13) auch bei Calycanthus floridus und einigen verwandten Arten. Auch hier ist das Archespor mehrzellig, und es entwickeln sich mehrere Archesporzellen zu Tetraden, wobei häufig die Bildung von Zellwänden unterbleibt, so daß vierkernige Zellen entstehen, die Peter als Degenerationserscheinung betrachtet. In der Samenanlage von C. bulb. (Fig. 13) finden sich neben den besprochenen Zellen noch sieben Archesporzellen, deren Kerne erst das Synapsisstadium erreicht haben. Eine dieser Zellen wurde nicht gezeichnet, da sie unmittelbar über dem einkernigen Embryosacke liegt, die äußerste Zelle links wurde entzwei geschnitten und findet sich auf beiden Bildern. Fig. 13c zeigt das schon erwähnte Diakinesestadium von Fig. 13a in stärkerer Vergrößerung.

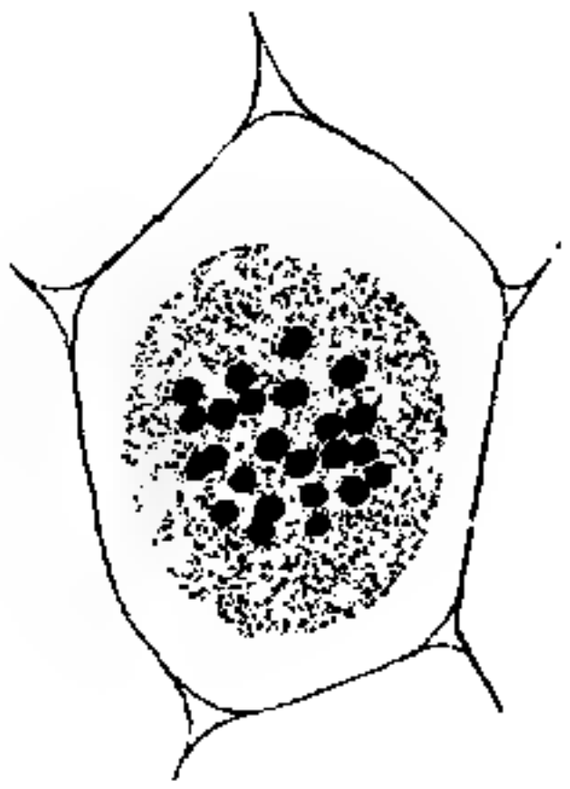
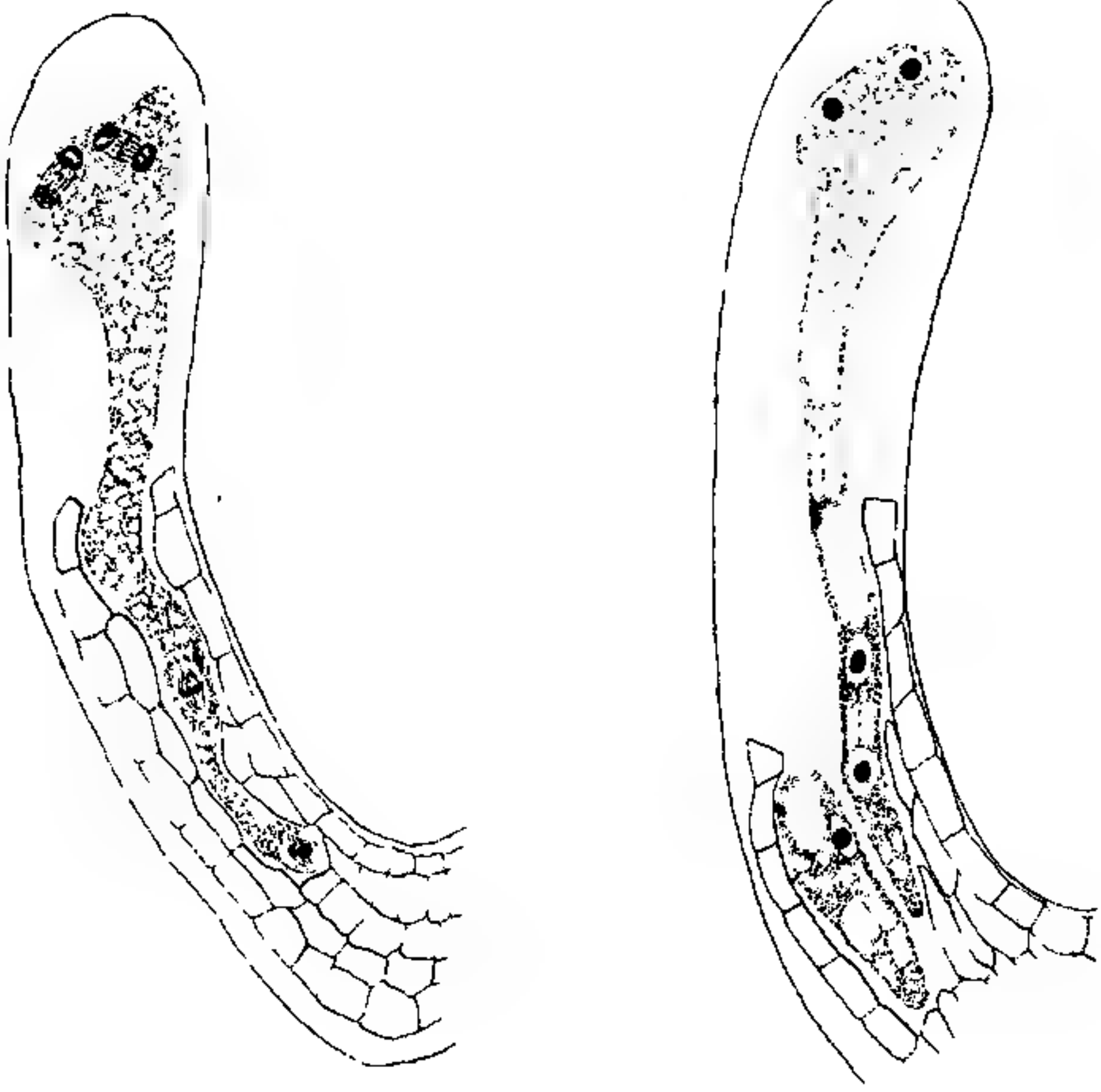


Fig. 14. C. polyphylla. Reduktionsteilung in einer Samenanlage $^{1\times30}/_{1}$.

Bei den übrigen drei Arten ist die Untersuchung in diesem Stadium eher noch schwieriger, als bei C. bulb. Es gelingt nur schwer, ein klares Bild der Verhältnisse im Nucellus zu erhalten, Archesporzellen im Synapsisstadium, frühzeitig degenerierte Archesporzellen, sich entwickelnde Embryosäcke, liegen so dicht nebeneinander, daß eine eindeutige Scheidung nur ganz selten möglich ist. Fig. 14 zeigt eine Äquatorialplatte der Reduktionsteilung bei C. pol. Es sind 24 Chromosomen sicher zählbar, also die haploide Zahl von C. pol. Die basale Zelle

der fertig ausgebildeten Tetrade entwickelt sich zum Embryosack. Sie streckt sich in die Länge und wächst gegen das Mikropylenende und gegen das Chalazaende. Das größte Wachstum vollzieht sich im Stadium des zweikernigen Embryosackes, er erreicht schon beinahe die definitive Größe, bevor die weiteren Teilungen stattfinden. Es entwickelt sich aber nicht nur eine einzige basale Tetradenzelle zum Embryosacke, sondern in den meisten Samenanlagen finden wir daneben noch 1—6 mehr oder weniger weit entwickelte Embryosäcke. Es läßt sich zwar nicht sicher



a b

Fig. 15. C. bulbifera. a) Bildung des achtkernigen Embryosackes. b) Vierkerniger und einkerniger Embryosack $^{310}/_{1}$.

erkennen, ob alle ihren Ursprung aus einer normal gebildeten Tetrade nahmen, doch erscheint mir dies sehr wahrscheinlich. Fig. 15a u. b zeigen uns zwei Schnitte durch eine Samenanlage von C. bulb. In a sind am Mikropylarende eines Embryosackes eben die vier Kerne gebildet worden, die zum Eiapparat und dem oberen Polkern werden. Am basalen Ende sehen wir noch die Äquatorialplatten der dritten Teilung. Im folgenden Schnitte (b) finden wir einen zweiten Embryosack, der erst im Vierkernstadium angelangt ist, links davon befindet sich noch ein weiterer,

erst einkerniger. Zwei bis drei 1—4kernige Embryosäcke befinden sich noch links vom mittleren Teil dieses vierkernigen Embryosackes, ein weiterer ein- oder zweikerniger über dem gezeichneten einkernigen. Diese letzteren Embryosäcke wurden nicht gezeichnet, da ihre Zusammensetzung aus den einzelnen Schnitten nicht sicher möglich war. Die beiden größeren gezeichneten Embryosäcke liegen je auf einem Schnitte. In noch späteren Stadien lassen sich meist nur die Mikropylarenden der größeren Embryosäcke sicher erkennen, während in der Chalazaregion des Nucellus eine Unterscheidung von Antipodenkomplexen und sich entwickelnden Embryosäcken nicht sicher möglich ist. In den sekundären Embryosäcken kommt es nur bei einem oder zwei bis zur fertigen Ausbildung eines Eiapparates, die übrigen bleiben im ein-, zwei- oder vierkernigen Stadium stehen und werden nach der Blütezeit durch denjenigen Embryosack, in dem sich der Embryo entwickelt, verdrängt. Eine interessante Erscheinung zeigt Fig. 16. Es handelt sich hier um eine Samenanlage aus einer offenen Blüte von C. bulb. Die Zeichnung mußte aus mehreren Schnitten zusammengesetzt werden, die basalen Enden der größeren Embryosäcke konnten daher nicht sicher festgestellt werden. Am Mykropylarende finden wir einen normal ausgebildeten Embryosack (die beiden Synergiden liegen übereinander). Etwas tiefer liegt das obere Ende eines achtkernigen Embryosackes, in dem eben die Bildung des Eiapparates stattfindet. In der Gegend der Antipoden dieser beiden Embryosäcke finden sich noch vier etwas weiter entwickelte Zellen, die sicher ihren Ursprung aus Archesporzellen nahmen, und wohl 1—2kernigen Embryosäcken entsprechen. Ob sie aus Tetraden

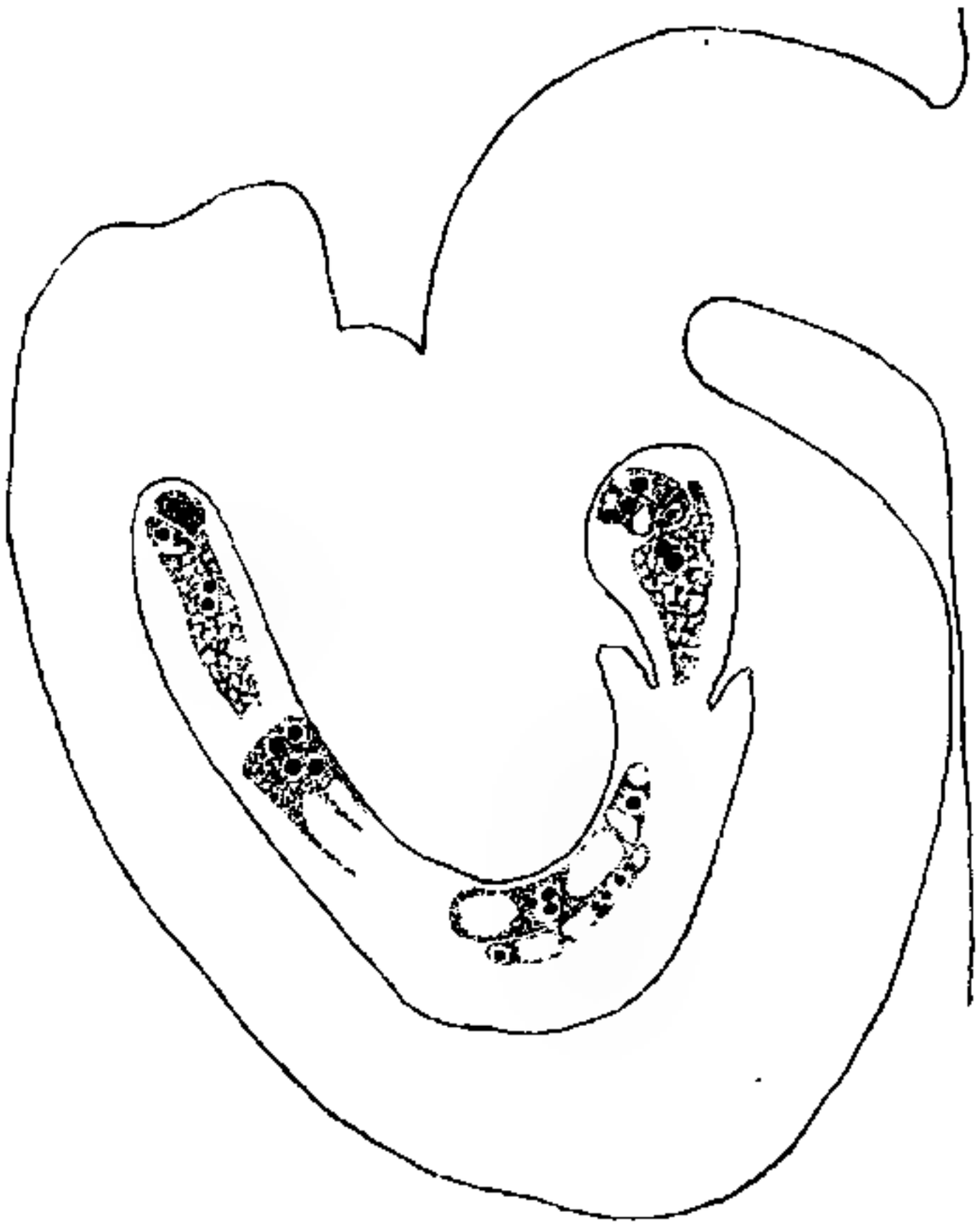


Fig. 16. C. bulbifera. Samenanlage mit einem normalen Embryosack an der Mikropyle, 8kernigem Embryosack, vier 1—2kernigen Embryosäcken und vollständigem Chalazaembryosack $^{150}/_{1}$.

hervorgegangen sind, läßt sich nicht nachweisen. Ein weiterer Embryosack hat sich gegen das Chalazaende der Samenanlage entwickelt. Er hat sich zum Nucellus hinaus in das basale Gewebe der Integumente gedrängt und hat dort einen vollständigen Eiapparat mit den beiden Polkernen gebildet. Diese Entwicklung von Embryosäcken gegen die Chalaza hin findet sich bei allen vier untersuchten Arten, und zwar nicht nur als vereinzelte Erscheinung, sondern ziemlich häufig, so daß wir sie keineswegs als teratologische Bildungen betrachten dürfen. Allerdings fand ich nur in drei Fällen (alle bei C. bulb.) fertig entwickelte Eiapparate, in den übrigen Fällen finden wir nur in der basalen Region der Integumente große rundliche Höhlungen mit 1—2 Embryosäcken, meist im 2—4-Kernstadium. Diese Höhlungen erstrecken sich oft bis direkt unter die äußerste Schicht der Samenanlage. Wir müssen diese Chalazaembryosäcke wohl als Ausdruck einer starken, den Archesporzellen innewohnenden Tendenz zur Weiterentwicklung betrachten. Embryosäcke, die am Mikropylarende der Samenanlage keinen Platz finden, entwickeln sich nach der Chalazaseite, obschon diese Reaktion wohl durchaus unzweckmäßig ist, denn es ist kaum anzunehmen, daß auch von der Chalazaseite her eine Befruchtung stattfinden kann, wenigstens sprechen keine Beobachtungen dafür. Auch die sekundären Embryosäcke am Mikropylenende werden nicht befruchtet, ich fand wenigstens nirgends zwei Embryonen oder Bilder, wo ein Embryo sich aus einem sekundären Embryosack entwickelt hätte. Eine physiologisch beachtenswerte Erscheinung ist bei den Chalazaembryosäcken die Umkehrung der Polarität, denn das Chalazaende des Embryosackes bildet hier den Eiapparat aus, während das der Mikropyle genäherte Ende zur Basis des Embryosackes wird und wohl auch die Antipoden enthält. Es gelang mir zwar nicht, in den betreffenden Embryosäcken Antipoden festzustellen, doch sind sie in diesem Stadium auch bei den normalen Embryosäcken nur selten sicher zu erkennen. Sehr häufig sind die Höhlungen, in denen diese Chalazaembryosäcke liegen, im Schnitte kreisrund, und vom Plasma des Embryosackes ausgefüllt. Diese stark verbreiterte Form steht vielleicht in Zusammenhang mit der Umkehrung der Polarität, sie kann aber auch dadurch bewirkt werden, daß das Gewebe der Integumente einer Ausdehnung des Embryosackes weniger Widerstand entgegensetzt, als dies im Nucellusscheitel der Fall ist. Peter (1920, p. 14) beschreibt Chalazaembryosäcke bei Calycanthus florida. Es entwickeln sich dort häufig die untersten Makrosporen zu 2—4kernigen Embryosäcken und degenerieren dann, während sich einzelne der gegen die Mikropyle gelagerten Makrosporen zu normalen

Embryosäcken entwickeln können. Ob in jenen Chalazaembryosäcken auch eine Umkehrung der Polarität stattfindet, läßt sich nicht entscheiden, scheint mir aber kaum wahrscheinlich. Murbeck (1902, p. 4) stellte bei Alchemilla pastoralis Bus. fest, daß ein 4kerniger Embryosack aus dem Nucellus in die Chalazaregion gewachsen war. Es scheinen also dort ähnliche Verhältnisse vorzuliegen.

Der fertig ausgebildete Eiapparat zeigt bei den untersuchten Arten C. pol., pent. und bulb. genau die gleiche Form (Fig. 17 u. 18). Die Eizelle ist bedeutend kleiner als die Synergiden. Die Polkerne haben sich eben vereinigt, da beide Figuren aus älteren Blüten stammen; wenn sich die Blüte öffnet, sind sie meist noch getrennt. Für die

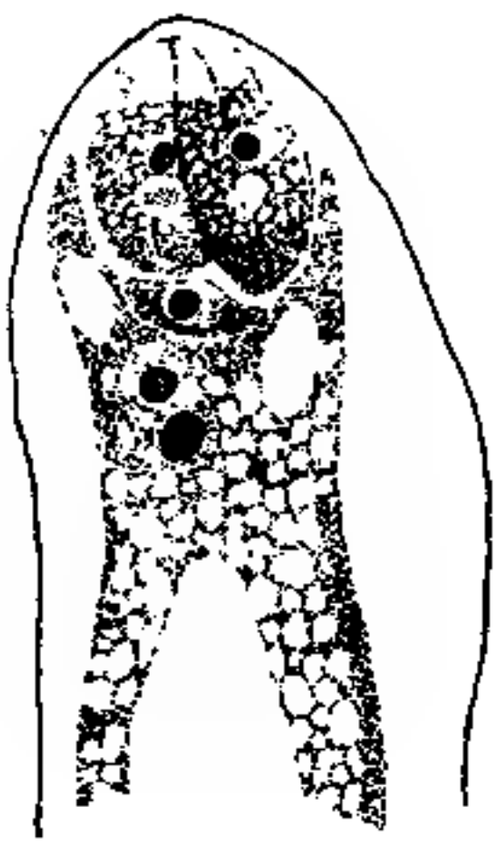


Fig. 17. C. polyphylla. Eiapparat. $^{400}/_{1}$.

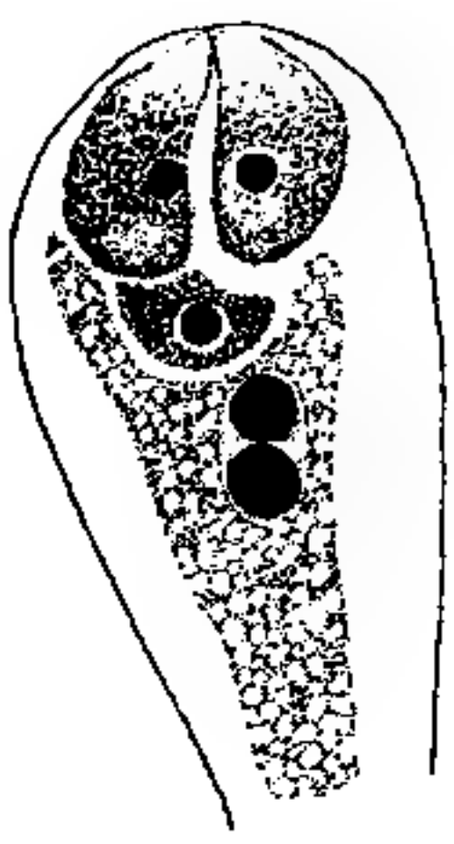


Fig. 18. C. bulbifera. Eiapparat. $^{400}/_{1}$.

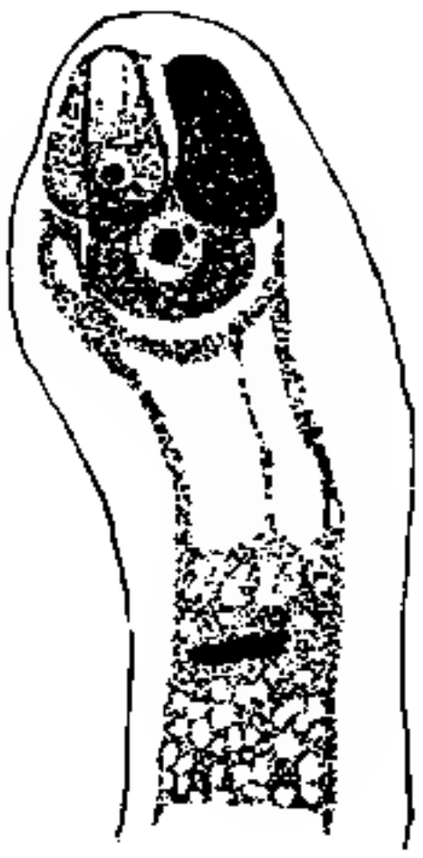


Fig. 19. C. polyphylla. 1zelliger Embryo, erste Teilung des Endospermkerns. $^{400}/_{1}$.

weitere Entwicklung in der Samenanlage halte ich mich an C. pol. Der Pollen keimt rasch auf der Narbe. Im Griffelgewebe sind aber die Pollenschläuche nur ganz selten sicher zu erkennen. Wohl lassen sie sich häufig ein Stück weit ins Griffelgewebe hinein verfolgen, dann aber wird ihre Erkennung unsicher, da ähnliche längliche Zellen das Leitungsgewebe in der Mitte des Griffels begleiten. Die Pollenschläuche lassen sich erst wieder sicher erkennen, wenn sie aus dem Plazentengewebe austreten und gegen die Mikropyle der Samenanlagen dringen. Bei C. bulb. gelang es mir nirgends, Pollenschläuche in der Nähe der Samenanlage festzustellen. Die Befruchtung von Eizelle und Polkern findet etwa am dritten Tage nach der Bestäubung statt. Befruchtungsstadien fand ich keine, doch zeigt Fig. 19 einen einzelligen

Embryo und daneben noch die Reste der durch den Pollenschlauch zerstörten Synergide und ihrer noch intakten, aber jedenfalls rasch degenerierenden Schwesterzelle. Der sekundäre Endospermkern führt eben die erste Teilung aus, die zur Endospermbildung führt. Rasch bildet sich ein starkes Endosperm, während die Entwicklung des jungen Embryos erst nur langsam vor sich geht. Die Chromosomenzahl bei Teilungen von Endospermkernen ließ sich nicht feststellen, zu erwarten wären bei C. pol. deren 72. Obschon es mir bei C. bulb. nirgends gelang, Pollenschläuche im Griffelgewebe in der Nähe der Samenanlagen festzustellen, glaube ich, daß dennoch die weitere Entwicklung der

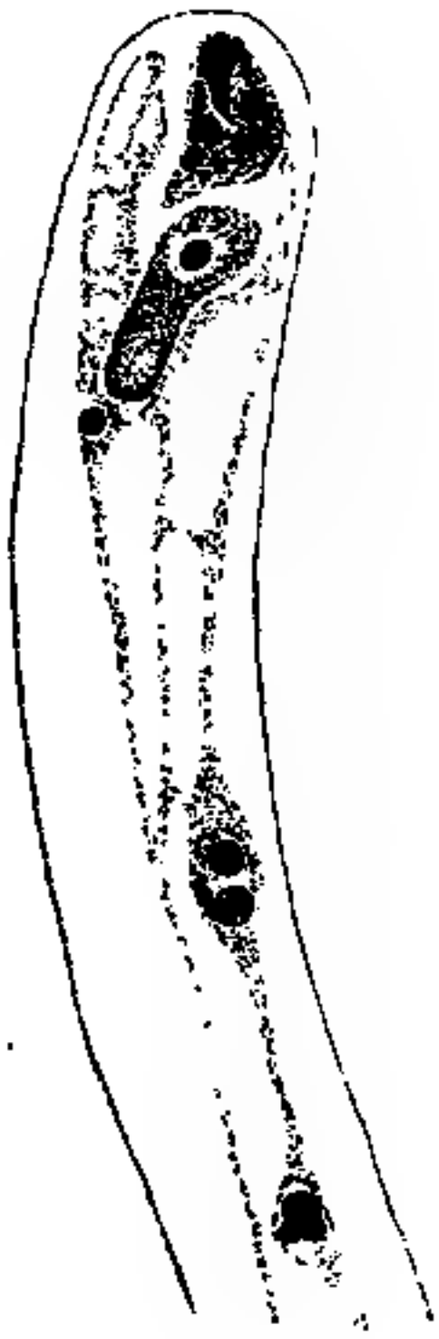


Fig. 20. C. bulbifera 1-zelliger Embryo. Endosperm $^{400}/_{1}$.

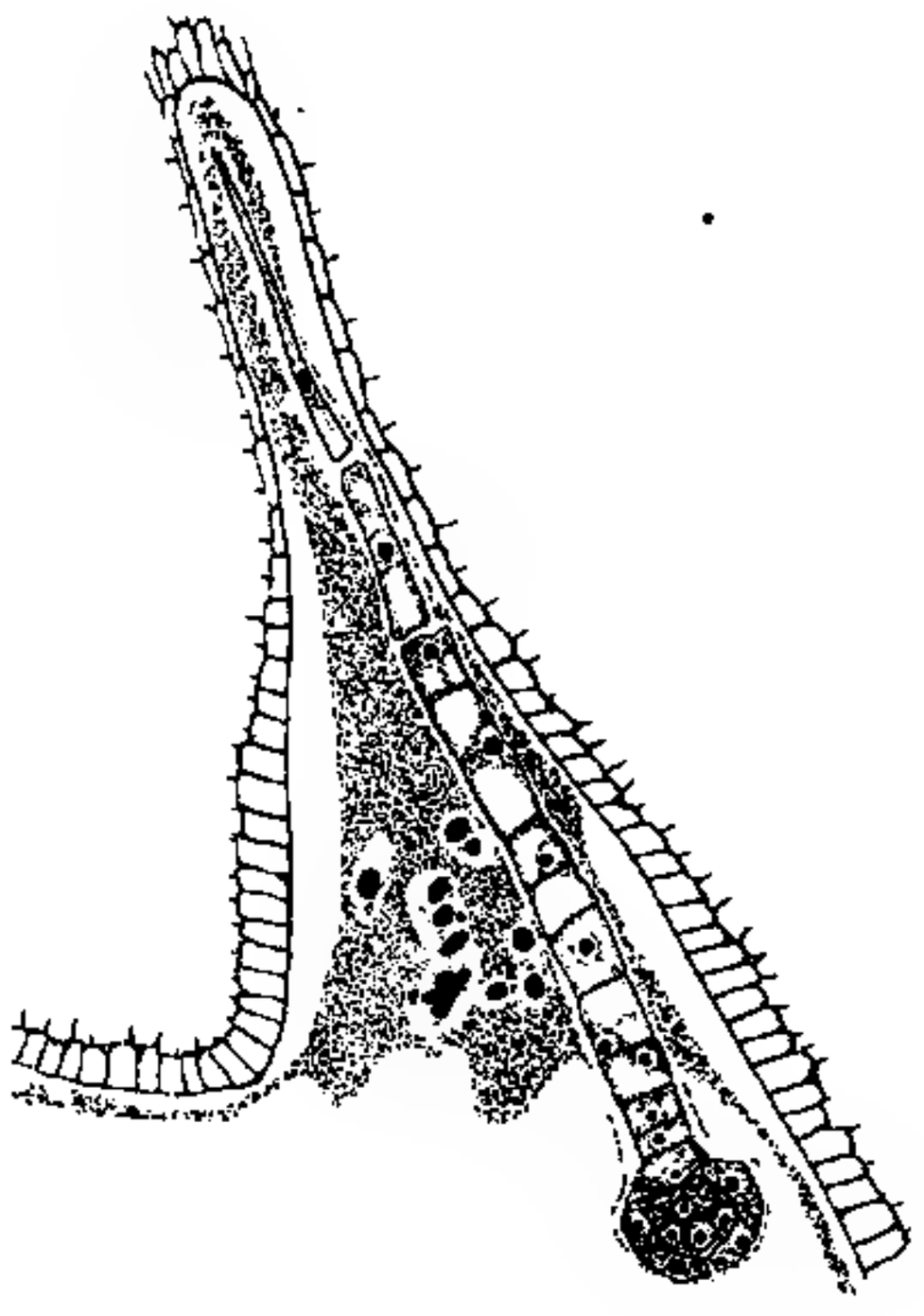


Fig. 21. C. bulbifera. Älterer Embryo $^{150}/_{1}$.

Samenanlagen nur nach Befruchtung stattfindet. Der Embryo entsteht auch hier aus der Eizelle (Fig. 20). Wenn auch die Synergiden nicht mehr deutlich erkennbar sind, so läßt doch die Lagerung des Keimlings keinen Zweifel daran aufkommen, daß er aus der Eizelle entstand. Reste des Pollenschlauches waren nirgends zu sehen, doch fand ich solche auch bei C. pol. nicht. Die weitere Entwicklung des Embryos erfolgt bei C. pent., pol. und bulb. gleich wie bei den übrigen Cruciferen (Fig. 21, vgl. auch Vandendries 1909). Wie wir bei den Fruchtzählungen und auch bei den Befruchtungsversuchen sahen, setzen bei C. bulb. eine Anzahl Fruchtknoten ihre Entwicklung nach der

Blütezeit fort, ohne daß aber Samen gebildet werden. Die zytologische Untersuchung von solchen Fruchtknoten zeigt folgendes: Wird eine Samenanlage nicht befruchtet, so degenerieren bald die Synergiden, und ihnen folgt die Eizelle. Die verschmolzenen Polkerne, die meist noch deutlich die beiden Nucleolen der Einzelkerne erkennen lassen, gehen erst ziemlich lange nach der Eizelle zugrunde. Sie vergrößern sich oft stark und wandern gelegentlich vom Eiapparat weg in die Mitte des Embryosackes. Am basalen Ende des Nucellus entwickeln sich oft Chalazaembryosäcke ziemlich stark, ohne daß es zur Differenzierung eines Eiapparates käme. Die Kerne dieser Embryosäcke täuschen leicht Endospermkerne vor. Nach der Zerstörung der Eizelle setzt von außen her die Degeneration der Integumente ein. Während dieser ganzen Periode läßt sich äußerlich nicht sicher erkennen, ob der Fruchtknoten sich weiterentwickeln wird oder nicht, er hat sich nach der Blütezeit noch etwas vergrößert und bleibt dann auf diesem Stadium stehen. Nur in einem Teil der Fruchtknoten, die sich weiterentwickeln, finden sich Samenanlagen mit Embryonen. In einem Falle fand ich unmittelbar neben einer Samenanlage mit zweizelligem Embryo und normaler Endospermbildung eine solche mit gleich großem, zweizelligem Embryo, bei dem sich der Embryosack in normaler Weise weiterentwickelt hatte, doch fehlten die Endospermkerne. Neben dem Embryo befand sich der anscheinend nicht mehr entwicklungsfähige Polkern. Es ist fraglich, ob dieser Embryo sich hätte weiterentwickeln können, die Beobachtung, daß bei den zwei der übrigen Samenanlagen, wo sich Embryonen fanden, auch reichlich Endosperm gebildet worden war, spricht dagegen. Über die Entstehung dieses zweizelligen Embryos läßt sich durchaus nichts sicheres feststellen, es bestehen da verschiedene Möglichkeiten. Es kann die Verschmelzung des Polkerns mit dem einen generativen Kern unterblieben sein, oder aber sie fand statt, doch war der entstehende Endospermkern nicht entwicklungsfähig. Es könnte auch ein Pollenkorn, bei dem die Teilung des generativen Kerns unterblieb, einen Pollenschlauch gebildet haben, so daß nur die Eizelle befruchtet wurde. Ich wies aber schon früher (p. 476) darauf hin, daß solche zweikernige Pollenkörner gewöhnlich nicht entwicklungsfähig sind. Es könnte sich aber auch die Eizelle spontan weiterentwickelt haben. Da es sich nicht entscheiden läßt, welche dieser Möglichkeiten zutrifft, ist es zwecklos, diese Frage weiter zu verfolgen.

Daneben finden wir aber Fruchtknoten, die sich weiterentwickelten, ohne daß in ihnen ein Embryo zu erkennen ist. Die meisten Samenanlagen dieser Fruchtknoten degenerieren bald nach der Blütezeit, ohne

eine Weiterentwicklung zu erfahren. Einzelne werden aber bedeutend größer. In ihnen wachsen die Zellen der die Nucellushöhle umgebenden Schicht in diese hinein. Sie färben sich mit Hämatoxylin nach Haidenhein schwarz, genau wie in Samenanlagen mit einem Embryo. Reste des Embryosackes durchziehen als dünne, zusammengequetschte Stränge die Höhlung. Gegen die Mykropyle hin ist diese meist sehr eng, oft findet sich dort noch etwas Plasma mit 1—3 Kernen. In keinem Falle konnte ich aber sicher erkennen, ob ein Embryo gebildet worden war, der dann degenerierte. oder ob die Vergrößerung der Samenanlage durch andere Ursachen bewirkt wurde. Es scheint mir wahrscheinlich, daß in diesen Samenanlagen die Entwicklung gleich vor sich ging, wie in der eben beschriebenen Samenanlage, in der die Endospermbildung unterdrückt war, nur wäre hier der Embryo schon zugrunde gegangen.

Eine weitere Hemmung in der Entwicklung der Samenanlagen fand ich bei Blüten, die ich 1919 in Buchs nach künstlicher Bestäubung fixiert hatte. Tab. 4, Zähl. 4 zeigt, daß an jenem Standorte die durchschnittliche Blütenzahl die höchste war, die ich je zählte. Wie ich schon erwähnte, zeigten aber viele dieser Blüten kleine, verkümmerte Fruchtknoten. Fruchtbildung konnte keine festgestellt werden, da wegen der Trockenheit die Pflanzen früh zerfielen. Die zytologische Untersuchung der bestäubten Fruchtknoten zeigt nirgends befruchtete Samenanlagen, dafür aber in den meisten Fruchtknoten eine größere oder kleinere Anzahl von degenerierten Samenanlagen. In manchen Fruchtknoten finden sich von einzelnen oder von allen Samenanlagen nur noch die Stiele. Die Narbenpapillen dieser Fruchtknoten sind meist verkümmert. Bei anderen Samenanlagen sind vor allem die Integumente zerstört, entweder beide, oder nur das eine. Gelegentlich sind die Integumente noch intakt, aber statt den Nucellus zu umschließen, sind sie nach außen gespreizt und geben der Samenanlage ein ganz verändertes Aussehen. Im Nucellus von Samenanlagen mit verbildeten oder zerstörten Integumenten ist kein Embryosack ausgebildet, es läßt sich meist nicht erkennen, auf welcher Stufe der Entwicklung die Hemmung stattfand. Manchmal ist auch der Nucellus degeneriert und die Integumente sind intakt. Oft zeigen 1—2 Samenanlagen in einem Fruchtknoten einen fertig ausgebildeten Eiapparat, bei 2—3 weiteren sind die Integumente degeneriert und der Nucellus ist von vegetativem Gewebe erfüllt, und von den übrigen Samenanlagen existieren nur noch die Stiele. Bei Fruchtknoten, in denen nur wenige normale Samenanlagen vorkommen, war oft die Narbe gut aus-

gebildet, aber die Pollenkörner hatten nicht gekeimt, obschon die Bestäubung mehr als 2 Tage vor der Fixierung erfolgt war. Die Untersuchung jüngerer Stadien zeigt, daß die Degeneration auf ganz verschiedenen Stufen der Entwicklung einsetzen kann. So fand ich eine Samenanlage, bei der das äußere Integument ganz zerstört war, deren Nucellus aber einen fertigen Embryosack mit Eiapparat enthielt, in einer allerdings ungewöhnlich weiten Nucellushöhle. In einem anderen Falle war die Entwicklung auf dem 4- oder 8-Kernstadium stehen geblieben. Im Fruchtknoten einer fast offenen Blüte von Brusino waren eine Samenanlage mit Eiapparat, zwei mit 4—8kernigem Embryosack und vier weitere Samenanlagen mit degeneriertem Inhalte, bei denen wahrscheinlich die Entwicklung während der Ausbildung des Embryosackes unterbrochen worden war, wenigstens zeigten sich Reste in der ganzen Länge des Nucellusgewebes. Von diesen sieben Samenanlagen besaßen sechs normal ausgebildete Integumente, während bei einer das äußere Integument auf einer Seite nach außen gekrümmt war. In einem weiteren Fruchtknoten war noch der einkernige Embryosack gebildet worden, doch zeigte er deutlich Zeichen der Degeneration. In einer Knospe von Serpiano waren die Integumente schon teilweise degeneriert, im Nucellus fanden sich aber Synapsisstadien und ein einkerniger Embryosack mit den Resten der verdrängten Tetradenzellen, ein ähnliches Bild zeigte sich auch in einer Knospe von Buchs. Diese Degeneration scheint stark von äußeren Verhältnissen abhängig zu sein. So fand ich bei der zytologischen Untersuchung von offenen Blüten von 1919 folgendes Verhältnis von guten und entwicklungsunfähigen Samenanlagen:

	Fruchtknoten	Normale S'anl.	Schlechte S'anl.	% der schl. S'anl.
Runkels II	77	268	421	61
Brusino	45	215	14	6

1921 fixierte ich am gleichen Standort in Runkels Blüten und fand dabei fast gar keine entwicklungsunfähige Samenanlagen. Welche Faktoren diese Hemmung in der Fruchtbildung bewirken, geht aus meinen Beobachtungen nicht klar hervor. Bei den untersuchten Knospen von Serpiano liegt die Annahme nahe, daß die Zerstörung der Integumente durch Frost verursacht wurde, da in den beiden Nächten vor der Fixierung die Temperatur unter 0° gesunken war, so daß bei manchen Exemplaren, besonders von C. bulb., auch einzelne Blattfiedern geschädigt worden waren. Auffallend wäre in diesem Falle nur, daß im selben Fruchtknoten die Integumente der einen Samenanlage zerstört wurden, diejenigen der unmittelbar benachbarten aber nicht, ebenso

warum die nicht geschützten Nucellusspitzen keinen Schaden litten. Ob auch bei den Pflanzen in Runkels 1919 Frost als Ursache in Frage kommt, ließ sich nicht feststellen. Die Degeneration dieser Samenanlagen kann aber auch aus inneren Gründen erfolgt sein, wir sahen ja bei der Fruchtbildung der Bastarde, daß diese oft am selben Standorte ohne erkennbare äußere Ursachen starke Schwankungen aufweist in zwei aufeinander folgenden Jahren. Immerhin ist es auffallend, daß die Degeneration bei C. bulb. anscheinend zuerst bei den Integumenten beginnt und oft von da aus die Entwicklung im Nucellus gehemmt wird, während die Untersuchung der sterilen Bastarde (p. 493) zeigt, daß dort meist die Entwicklung im Nucellus gehemmt ist, während die Integumente sich normal entwickeln.

Die Entwicklung der Samenanlagen der Bastarde C. pent. × pol. zeigt gegenüber den Elternarten einige Abweichungen. Bei einer großen Zahl von Individuen verläuft die Entwicklung des Archespors und die Bildung des Embryosackes genau so, wie sie für C. bulb. beschrieben wurde. Ebenso geht auch hier der Embryo, wie ich mehrfach feststellen konnte, aus der Eizelle hervor. Auch hier zeigt die zytologische Untersuchung der Fruchtknoten, daß ein großer Teil der Samenanlagen nicht mehr entwicklungsfähig ist. Es bestehen dabei ebenfalls bedeutende Unterschiede im Grad der Sterilität.

	Fruchtknoten	Normale S'anl.	Schlechte S'anl.	% der schl. S'anl.
Tobelbachtal I	16	—	197	100
Oberseetal	44	255	276	52

Im Tobelbachtal handelte es sich um die C. pol. näher stehende Form, die in allen 4 Jahren, in welchen ich sie beobachtete, an diesem Standorte keine Früchte ausbildete. Im Oberseetal waren es Fruchtknoten von beiden Bastardformen. Ähnlich wie bei C. bulb. kommen auch hier bedeutende Schwankungen in der Ausbildung der Samenanlagen in den verschiedenen Jahren vor, ich verweise dabei auf die p. 437 gemachten Zählungen beim Bastard C. pent. × pol. II am Standort IV im Tobelbachtal, wo ich 1920 19% Fruchtansatz fand, 1921 weniger als 1%. 1921 zur Blütezeit fixiertes Material von diesem Standorte zeigte fast durchwegs entwicklungsunfähige Samenanlagen, nur vereinzelte besaßen einen normalen Eiapparat, und nur in einer einzigen der Form I war ein Embryo ausgebildet. Entsprechende Untersuchungen in Fruchtknoten der beiden Elternarten ergaben nur vereinzelte entwicklungsunfähige Samenanlagen. Die Degeneration bei den Bastarden äußert sich dabei gewöhnlich in etwas anderer Weise als bei C. bulb. In den meisten Fällen sind die Integumente normal ausgebildet. Im

Nucellus finden wir zur Blütezeit Samenanlagen ohne jede Spur eines Embryosackes, oder höchstens mit Resten davon. Bei anderen ist ein Embryosack zwar ausgebildet worden, aber die Entwicklung ist erst auf dem 2-, 4- oder 8-Kernstadium angelangt, ohne daß bei dem 8kernigen schon eine Differenzierung des Eiapparates eingetreten wäre. Im selben Fruchtknoten finden sich dabei Samenanlagen mit normalem Eiapparat neben solchen mit 2- oder 4kernigen Embryosäcken, oder solchen, bei denen gar keine Embryosäcke festgestellt werden können. Diese Form der Degeneration erweckt den Eindruck einer im Prinzip normalen, aber stark verlangsamten Entwicklung des Embryosackes, die durch den hybriden Ursprung bewirkt wurde. Die Narbe solcher Fruchtknoten mit entwicklungsunfähigen Samenanlagen ist meist normal ausgebildet, oft findet sich darauf ungekeimter Pollen, in einzelnen Fällen aber auch gekeimter, wobei die Schläuche ins Griffelgewebe eintreten. Aber auch die bei C. bulb. vorwiegende Degenerationsform kommt bei den Bastarden vor, indem die Integumente oder der Nucellus in offenen Blüten degeneriert sind, manchmal ist auch die ganze Samenanlage bis auf den Stiel zerstört. Diese Erscheinung zeigte sich bei Blüten vom Oberseetal und von Buchs, doch ist sie weniger häufig als die andere Degenerationsform, bei der die Integumente normal ausgebildet sind.

Fig. 22. C. penta-phylla × pinnata. 1-zelliger Embryo. 400/1.

Von C. pent.×pin. standen mir nur Stadien aus offenen Blüten zur Verfügung. Auch hier finden sich Samenanlagen, bei denen die Ausbildung des Embryosackes verlangsamt ist. Embryonen entstehen bei diesem Bastard auch aus der Eizelle (Fig. 22).

Die Entwicklung des Archespors in den jungen Samenanlagen verläuft beim Bastard C. pent.×pol. bis zum Synapsisstadium gleich, wie bei den Elternarten und wie bei C. bulb. Es werden eine größere Anzahl länglicher Archesporzellen gebildet, von denen ein Teil degeneriert, ohne sich zu teilen. Wie bei den Elternarten können sich diese Zellen im Synapsisstadium oft lange erhalten. Andere vollenden die erste Teilung, und die Tochterzellen gehen dann zugrunde. Es gelang mir nicht, die Chromosomenzahl bei der Teilung festzustellen, Unregelmäßigkeiten in der Teilung bemerkte ich keine, doch sind gute Teilungen in jenem Stadium schwer zu finden. Im Diakinesestadium konnte ich immerhin bei einer Zelle zwischen 20 bis 24 Chromosomenpaare feststellen. Sichere Stadien der zweiten Teilung fand ich keine. Auch aus den Resten der zugrunde gegangenen Zellen ließ sich nicht sicher

erkennen, ob die Tetradenteilung durchgeführt wurde, doch erscheint mir das für einen Teil der Samenanlagen wahrscheinlich. In den folgenden Stadien wird die Beobachtung noch schwieriger. In einem Teil der Samenanlagen finden wir noch Synapsisstadien und Reste von zugrunde gegangenen Archesporzellen und wahrscheinlich auch von Tetraden. Es gelang mir nicht, die Embryosackzelle im 1kernigen Stadium sicher festzustellen. Es scheint hier schon eine Verzögerung der Entwicklung stattzufinden. In anderen Samenanlagen finden sich nur vereinzelte, anscheinend nicht mehr entwicklungsfähige Archesporzellen im Synapsisstadium, daneben Reste von degenerierten Archesporzellen, oder aber durchaus keine entwicklungsfähigen generativen Zellen mehr.

Bei der Untersuchung von künstlich bestäubten Fruchtknoten von C. pol. mit Pollen von C. pent. zeigte sich kein Unterschied in der Geschwindigkeit der Entwicklung zwischen diesen Fruchtknoten und solchen, die zu gleicher Zeit legitim bestäubt worden waren. Die Untersuchung der samenlosen Früchte der Kreuzungen C. pent.×bulb. und C. pin.×bulb. ergab keine sicheren Resultate. Ich untersuchte 12 solche Fruchtknoten, 10 von der Kombination C. pent.×bulb. und 2 derjenigen C. pent.×pin. In allen Fällen fand ich 1—5 Samenanlagen, die etwas größer waren als die übrigen, und die im Inneren eine Höhlung zeigten, die in ihrer Form genau der Nucellushöhle von Samenanlagen gleicht, die einen Embryo und Endosperm enthalten. Nirgends ließen sich Reste von Endosperm oder von einem Embryo erkennen, doch waren alle Fruchtknoten in einem ziemlich späten Stadium fixiert worden. Auf Grund der Beobachtungen an den samenlosen Früchten von C. bulb. können wir wohl auch hier annehmen, daß Befruchtung und Weiterentwicklung der Eizelle stattfand, daß die jungen Embryonen aber zugrunde gingen.

Zusammenfassung. Die Samenanlagen der untersuchten Dentaria-Arten weisen 6 -12 Archesporzellen auf, deren Kerne das Synapsisstadium zeigen. Die Tetradenteilung wird von den meisten dieser Archesporzellen ausgeführt, doch ganz ungleichzeitig. Auf diese Weise entsteht in den Samenanlagen häufig mehr als ein fertig ausgebildeter Embryosack. In den Samenanlagen offener Blüten finden wir sehr oft 1—2 fertige Embryosäcke und daneben noch mehrere unvollständig ausgebildete Embryosäcke im 1—8kernigen Stadium. Häufig entwickeln sich einzelne Embryosäcke, die am Mikropylenende keinen Platz finden, gegen das Chalazaende. Sie dringen dabei oft bis an die äußerste Zellschicht des äußeren Integumentes vor. Doch kommt es in diesen Chalazaembryosäcken nur selten zur Differenzierung eines Eiapparates.

Befruchtet wird immer nur ein einziger Eiapparat am Mikropylenende. Die Pollenschläuche lassen sich im Griffelgewebe und im Mikropylenkanal nur sehr schwer feststellen, doch wurden sie bei C. pent. und C. pol. in der Nähe der Mikropyle beobachtet. Die Befruchtung erfolgt bei diesen Arten am 2.—3. Tage nach der Bestäubung. Es zeigt sich dabei kein Unterschied in der Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums bei C. pol., ob diese Art mit eigenem oder artfremdem (C. pent.) Pollen bestäubt wird. Bei C. bulb. konnte ich keine Pollenschläuche im Gewebe feststellen. Der Embryo entsteht bei den untersuchten Arten und Bastarden aus der Eizelle. In der Entwicklung der Samenanlagen von C. bulb. stellte ich keine Unregelmäßigkeiten bei der Reduktionsteilung fest, doch war es mir nicht möglich, dieses Stadium eingehender zu untersuchen. Die Chromosomenzahl bei diesen Teilungen konnte nicht bestimmt werden. Oft sind bei C. bulb. ein Teil der Samenanlagen degeneriert, die Degeneration ist dabei nicht an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden. Die Häufigkeit dieser Erscheinung scheint stark von lokalen und temporären Faktoren abhängig zu sein. Auch bei den Bastarden C. pent.×pol. finden wir viele entwicklungsunfähige Samenanlagen. Die Degeneration äußert sich hier vor allem in einer Verlangsamung der Entwicklungsvorgänge im Archespor und im Embryosack. Häufig findet hier eine Degeneration der Archesporzellen im Synapsisstadium oder während der Tetradenteilung statt.

3. Vergleich der zytologischen Befunde bei C. bulbifera und den Bastarden.

a) Pollenentwicklung.

Wie wir sahen zeigt der fertige Pollen bei C. bulb. mehrfach die gleichen Unregelmäßigkeiten wie derjenige der Bastarde C. pent.×pol. In Blüten von C. bulb. fand ich 14—54 % schlechten Pollen, bei den Bastarden 19—72 %. Mehr oder weniger weitgehende Pollensterilität findet sich bei den meisten Artbastarden. Die einzelnen Individuen zeigen dabei oft einen ganz verschiedenen Prozentsatz von schlechtem Pollen, wie dies aus meinen Zählungen hervorgeht. Ähnliche Angaben finden sich auch in der Zusammenstellung von Jenčič (1900). Der Schluß liegt nahe, daß die Pollensterilität bei C. bulb. gleich wie bei den Dentariabastarden durch hybriden Ursprung verursacht wurde. Es können aber auch andere Faktoren teilweise Pollensterilität bewirken. Tab. 27 zeigt, daß sich auch bei den reinen Arten C. pent. und C. pol. ein gewisser Prozentsatz sterilen Pollens findet. Allerdings wurden die

Zählungen nur an drei Blüten durchgeführt und an wenig Pollenkörnern. Ähnliche Angaben finden sich aber auch bei Gates und Goodspeed (1916). Sie fanden bei Scoliopus Bigelovii zwischen 3,25 und 31,9% sterilen Pollens. Sie schreiben von dieser Liliacee (p. 868) „It furnishes all the conditions that the most captious critic could desire, including relative uniformity and the absence of a related species with which it might cross". Bei der Thymeliacee Dirca occidentalis waren sogar oft über 50% des Pollens steril. Sie geben als Ursachen, die Pollensterilität bewirken können, an: 1. Kreuzung von genügend geschiedenen Species. 2. Besondere Bedingungen der Variation oder Mutation in der Art. 3. Der Ersatz sexueller durch vegetative Fortpflanzung. 4. Unbekannte physiologische Ursachen. Zur dritten Möglichkeit schreiben sie (p. 86): „The view that a great increase in the vegetative methods of reproduction in a species may lead to or be accompanied by partial sterility of the pollen, is often expressed and apparently with reason". Diese Korrelation besteht ja außer bei C. bulb. auch bei Ranunculus Ficaria (Th. Kindler, 1914) und wohl den meisten bulbillentragenden Angiospermen mit geschwächter Fertilität. Sie braucht aber wie das Beispiel von Saxifraga granulata (Juel, 1907) zeigt, durchaus nicht immer aufzutreten. Die Pollensterilität von C. bulb. kann daher ebensowohl als Korrelationserscheinung zur vegetativen Propagation betrachtet werden, wie als Folge eines hybriden Ursprungs. Die Frage, die sich daraus ergibt, ob die Verminderung der Fertilität oder die vegetative Propagation als primäre Erscheinung zu betrachten sei, wird im nächsten Abschnitt eingehender besprochen werden.

Eine weitere Übereinstimmung zwischen den Pollen von C. bulb. und dem der Bastarde besteht in den bedeutenden Größenunterschieden der Pollenkörner. Tischler (1908, p. 84) gibt an, daß Wichura (1865) bei Weidenbastarden ähnliche monströse Pollenkörner beobachtete. Tischler fand sie beim Bastard Potentilla Tabernaemontani Aschers×rubens Zimm., wenn er diese Pflanze unter abnormen Bedingungen (Etiolement) aufzog. Er schreibt dazu (1908, p. 85): „Gemeinsam ist für die Bildung aller dieser abnorm großen Körner offenbar nicht der Bastardeinfluß, sondern die Tatsache, daß die normale Entwicklungsrichtung durch äußere oder innere Einwirkungen so stark abgelenkt wird, daß sie in eine andere Bahn kommt, und der Hybridismus wäre dann eben nur eines der Mittel zu derartigen Umgestaltungen". Es würde sich nach seinen Angaben um eine Folgeerscheinung zu Störungen in der geschlechtlichen Fortpflanzung, die

durch irgend welche Ursachen bewirkt werden, handeln. Auffallend ist immerhin bei seinen Versuchen, daß sich solche monströse Pollenkörner nur bei der etiolierten Form des Bastards fanden, nicht aber bei etiolierten Exemplaren von Potentilla rubens, die durch die Etiolierung bedeutend an Fertilität eingebüßt haben. Allerdings gibt er an, daß die durch die Etiolierung verursachte Sterilität bei P. rubens ungefähr den gleichen Grad aufwies wie beim Bastard unter normalen Bedingungen, und daß die Fertilität des Bastards durch den Lichtentzug noch bedeutend zurückging. Darwin (1877, p. 191) fand in Antheren von zwei gleichgriffeligen Blüten von Primula sinensis, also in abnormen Formen, ebenfalls monströs große Pollenkörner. Es ergibt sich also, daß auch bei anderen hybriden Formen gelegentlich solche monströse Pollenkörner auftreten, doch zeigt das Beispiel von Primula sinensis, daß solche Unterschiede auch im Zusammenhang mit anderen Anomalien auftreten können.

Auffallend ist dann wieder die weitgehende Übereinstimmung der Resultate der Pollenmessungen bei C. bulb. und den spontanen Dentariabastarden. Allerdings sind diese Messungen nur der Ausdruck der schon besprochenen Pollensterilität, aber sie zeigen doch, daß auch die Form der Degeneration die gleiche ist, die Pollenkörner gehen auf dem 1- oder 2-Kernstadium zugrunde. Auch diese Tatsachen lassen sich auf zwei Arten deuten. Es kann diese Form der Hemmung der Pollenentwicklung durch hybriden Ursprung verursacht werden, wie bei den Bastarden, wobei die Bastardierung das ausschlaggebende Moment ist. Dieser Annahme kommt wohl die größere Wahrscheinlichkeit zu. Andererseits können wir diese Verhältnisse auch einfach als Ausdruck der Schwächung der Fertilität betrachten, wobei diese durch andere Einflüsse bewirkt wurde. Die Bildung der abnormalen Pollenkörner ist bei den Bastarden und bei C. bulb. teilweise verschieden. Während sich häufig bei den Bastarden die Störungen in den Teilungen bemerkbar machten, fand ich bei C. bulb. in diesem Stadium keine Abweichungen, obschon sie nach der Häufigkeit der Pollensterilität sicher in einzelnen Knospen aufgefallen wären.

Ähnliches stellte Tischler (1906, 1908) für Bastarde von Ribes aureum×sanguineum, R. sanguineum×nigrum (1906, p. 556) und von Mirabilis Jalapa×tubiflora (1908, p. 36) fest. Auch beim Bastard C. pent.×pol. weisen durchaus nicht alle Pflanzen Unregelmäßigkeiten in den beiden Teilungen auf, trotzdem findet sich in allen Blüten ein gewisser Prozentsatz von sterilen Pollenkörnern. Wie bei C. bulb. äußern sich daher auch bei diesen Pollenkörnern

die Hemmungen nicht in Störungen in den Teilungen. Die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen bei C. bulb. und bei den Bastarden wird im nächsten Abschnitt erörtert werden.

b) Die Entwicklung der Samenanlagen. Die Abweichungen von der normalen Entwicklung stimmen auch bei der Ausbildung der Samenanlagen weitgehend überein bei C. bulb. und den spontanen Dentariabastarden. Bei beiden finden wir bedeutende Schwankungen im Grad der Degeneration. Die näheren Übereinstimmungen und Unterschiede in der Form der Degeneration habe ich bei der Besprechung der Beobachtungen schon hervorgehoben. Wie die Sterilität des Pollens, so ist auch die Unfruchtbarkeit von Samenanlagen eine häufige Erscheinung bei Bastarden. Störungen in der Entwicklung der Samenanlagen finden sich nach Th. Kindler (1914) aber auch bei dem sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Ranunculus Ficaria. Es sind daher wie bei der Pollenentwicklung auch hier mehrere Deutungen der einzelnen Erscheinungen möglich, von genau den gleichen Voraussetzungen ausgehend.

Zusammenfassung. Der Entwicklungsverlauf stimmt in den Hauptzügen bei C. bulb., bei den untersuchten Bastarden und ihren Elternarten überein. Die auftretenden Anomalien in der Ausbildung der Pollenkörner und der Samenanlagen bei C. bulb. und den Bastarden, die der Ausdruck der weitgehenden Sterilität dieser beiden Formen sind, stimmen weitgehend überein. Eine wesentliche Abweichung ist der Unterschied der Chromosomenzahl, die bei den spontanen Bastarden gleich derjenigen ihrer Elternarten ist, bei C. bulb. aber das Doppelte dieser Zahl.

Zusammenfassung der Resultate der Untersuchung über die Sterilität bei Cardamine bulbifera und deren Ursache.

Im folgenden möchte ich untersuchen, wie weit uns die vorliegenden Beobachtungen Aufschluß geben über die Entstehung der verminderten Fertilität bei C. bulb. Diese Art weist gegenüber den drei gleichzeitig untersuchten Arten C. pentaphylla, polyphylla und pinnata sicher eine starke Hemmung in der geschlechtlichen Fortpflanzung auf. Diese äußert sich in einer bedeutend geringeren Blütenzahl, die sicher eine sekundäre Erscheinung ist und den Unterschieden in der Zahl der Blüten bei den übrigen Arten nicht gleichgesetzt werden darf. Frucht- und Samenbildung sind gegenüber den

anderen drei Arten stark unterdrückt. Als Ursache der Verminderung der Fertilität ergab die zytologische Untersuchung Störungen sowohl in der Ausbildung des Pollens als auch der Samenanlagen. Der Prozentsatz des befruchtungsunfähigen Pollens ist bei C. bulb. größer als bei den anderen Arten, zudem zeigen sich beträchtliche abnormale Unterschiede in der Größe der Pollenkörner. Gelegentlich finden sich Blüten, bei denen die Entwicklung aller Pollenkörner unterdrückt ist, anscheinend unterblieb hier die Reduktionsteilung. Ich stellte aber bei der zytologischen Untersuchung nirgends größere Unregelmäßigkeiten bei den Teilungen im Pollenkorn fest. Die Fruchtknoten weisen alle Abstufungen auf von normaler Fertilität bis zur vollständigen Degeneration aller Samenanlagen. Die Befruchtung findet anscheinend normal statt, wenigstens entwickelt sich der Embryo aus der Eizelle, und nur Fruchtknoten aus offenen Blüten bilden Samen. Trotzdem sehr oft mehr als ein Embryosack vollständig ausgebildet ist, fand ich nirgends mehr als einen Embryo. Oft entwickelt sich der Fruchtknoten nach der Blütezeit weiter, ohne daß in den Samenanlagen Embryonen oder Endosperm nachzuweisen sind. Wahrscheinlich findet aber in allen Fällen eine Weiterentwicklung der Eizelle in einer oder mehreren Samenanlagen statt, doch gehen die entstehenden Embryonen früh zugrunde. Die Bulbillenbildung ist ein für C. bulb. charakteristisches Merkmal, ich fand sie an den natürlichen Standorten unter ganz verschiedenen äußeren Bedingungen. Es ist immerhin möglich, daß an einzelnen Standorten Individuen vorkommen, bei denen die Bulbillenbildung vollständig unterdrückt ist. So schreibt Schulz (1903, p. 365): „An den Fruchtexemplaren werden übrigens die Bulbillen nur in geringer Anzahl oder gar nicht ausgebildet". Da zur Zeit der Fruchtreife aber auch bei manchen Exemplaren ohne Fruchtbildung die Bulbillen durch äußere Einflüsse nicht mehr vorhanden sind, ist in diesem Stadium eine Unterscheidung zwischen Pflanzen, die von Anfang an keine Bulbillen ausbildeten und solchen, bei denen sie später abfielen, kaum möglich. Diese Beobachtung ist daher kaum ganz einwandfrei. Entfernung der Bulbillen vor oder während der Blütezeit bewirkt eine Förderung der Fruchtbildung. Im Gegensatz dazu findet nach den Untersuchungen von Th. Kindler (1914) bei Ranunculus Ficaria keine wesentliche Förderung der Fruchtbildung statt durch Ausbrechen der Bulbillen. Lindemuth (1896) fand, daß Lilium candidum und Lachenalia luteola, die gewöhnlich steril sind, Früchte bilden, wenn die Stengel zur Blütezeit über der Zwiebel abgeschnitten und in Wasser gestellt werden. Th. Kindler (1914) machte den gleichen

Versuch mit Ranunculus Ficaria und erhielt dadurch etwas mehr Früchte als an Pflanzen, die unter normalen Bedingungen lebten, doch wurden nur wenige Samen reif. Für C. bulb. wurden diese Versuche durch Fischer (1919, p. 775) ausgeführt. Er gibt an, daß bei Entfernung aller Bulbillen solche abgeschnittenen Sprosse Früchte bilden. Doch fehlen nähere Angaben über die Häufigkeit und über Kontrollversuche. Dies kann natürlich nur in Fällen eintreten, wo die Samenanlagen normal ausgebildet sind. Sowohl hier wie bei der vorhergehenden Feststellung einer Wechselbeziehung zwischen Bulbillen- und Fruchtbildung sind die zytologischen Vorgänge völlig unklar. Wir sahen, daß viele Samenanlagen normal ausgebildete Eiapparate besitzen, die sich nicht weiterentwickeln, anscheinend infolge Nichtbefruchtung. Auf welche Weise sich nun ein fördernder Einfluß geltend machen kann, ob dadurch die Selbstbefruchtung vielleicht etwas gefördert wird, oder ob sich die Eizelle ohne Befruchtung weiterentwickeln kann, läßt sich aus den bisherigen Beobachtungen nicht feststellen.

Da alle Beobachtungen darauf hindeuten, daß die teilweise Sterilität von C. bulb. eine Rückbildungserscheinung ist, erhebt sich die Frage, ob die Bulbillenbildung und die Hemmung der Fruchtbildung auf dieselbe Ursache zurückgehen, oder ob die beiden Merkmale unabhängig voneinander entstanden. Es setzte das die Möglichkeit voraus, daß bei einer Pflanze mit vegetativer Propagation und normaler geschlechtlicher Fortpflanzung letztere unterdrückt würde, ohne daß irgend eine Beeinflussung durch die ungeschlechtliche Vermehrung festzustellen wäre. Doch fehlen jede Anhaltspunkte für eine solche Annahme. Die folgenden Beobachtungen bei C. pratensis sprechen im Gegenteil durchaus dafür, daß bei C. bulb. die Hemmung der Fertilität und die Bulbillenbildung als Korrelationserscheinungen zu betrachten sind, die Entstehung der einen Bildung bewirkte das Auftreten der anderen. Eine Anzahl Pflanzen bilden bei Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung durch äußere Einflüsse als neue Vermehrungsart Brutknospen oder Ableger. Es findet dies vor allem an der Grenze der Verbreitungsgebiete oder bei Einwanderung in Gegenden mit anderen klimatischen Bedingungen oder durch Besiedelung von Standorten mit ganz anderen Feuchtigkeitsverhältnissen statt. Rickli (1917, p. 47) stellte bei C. pratensis fest, daß diese Art in der Arktis sehr selten zur Fruchtbildung gelangt und deshalb „fast ausschließlich auf vegetative Vermehrung durch Bulbillen angewiesen ist". Ähnliche Erscheinungen zeigen sich nach Glück (1911, p. 141) bei dieser Art auch beim Übergang zum Wasserleben, In der Sektion Dentaria findet sich nach

Schulz (1903, p. 287) unter besonderen äußeren Umständen Bildung von Brutknospen bei C. tenella, californica und quinquefolia. Doch fand ich keine näheren Angaben über Beziehungen zwischen Fertilität und Vermehrung durch akzessorische Sprosse bei diesen Arten.

In den Fällen bei C. pratensis besteht sicher eine gegenseitige Abhängigkeit dieser beiden Erscheinungen, das Auftreten der Bulbillen wird durch die Hemmung der Fertilität bewirkt. Es fragt sich nun, welche der beiden Erscheinungen bei C. bulb. als primäre zu betrachten ist, ob die Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung oder die Bildung von Brutknospen. Vegetative Propagation durch Ausläufer, Ableger, Bulbillen usw. findet sich sehr häufig neben normaler geschlechtlicher Fortpflanzung, ohne daß sich irgend welche Hemmungserscheinungen zeigten. Ich möchte als Beispiel einer Pflanze mit Brutknospen auf Saxifraga granulata hinweisen, da bei dieser Pflanze auch die zytologische Untersuchung (Juel 1907) keinerlei Hemmungserscheinungen feststellte. Es besteht nun die Möglichkeit, daß bei Formen wie C. bulb., Ranunculus Ficaria usw. ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung ohne gegenseitige Störung früher nebeneinander vorkamen, wie das bei Saxifraga granulata heute der Fall ist. Im Laufe der Zeit wäre dann nach und nach die geschlechtliche Fortpflanzung unterdrückt worden durch die sicherere ungeschlechtliche Vermehrung. Auf Grund der oben erwähnten Beobachtungen bei C. pratensis erscheint es mir aber wahrscheinlicher, daß die Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung bei C. bulb. und ähnlichen Formen die primäre Erscheinung ist. Als Folgeerscheinung bewirkte sie entweder gleichzeitig oder erst später die Bildung von Bulbillen. Allerdings treten bei C. bulb. die Bulbillen regelmäßig auf, während wir es bei C. pratensis nur mit fakultativ auftretenden, durch äußere Einflüsse bewirkten Bildungen zu tun haben. Doch ist dies leicht verständlich, da bei C. bulb. ja die Sterilität nicht nur durch lokale Umstände bedingt ist, sondern sich unter allen äußeren Bedingungen vorfindet. Unter dieser Annahme, daß die Hemmung der Fertilität die primäre Erscheinung sei, drängt sich die Frage nach den Ursachen dieser Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung auf. Bei der Beantwortung der Frage nach dem Ursprung der verminderten Fertilität von C. bulb. kommen vor allem drei Möglichkeiten in Betracht:
1. Die Hemmung der Fertilität wurde bewirkt durch den Einfluß äußerer Faktoren, wie klimatischer Einflüsse usw.
2. C. bulb. weist gegenüber den anderen untersuchten Arten die

doppelte Chromosomenzahl auf. Die Verdoppelung der Chromosomenzahl ist als Ursache der Sterilität zu betrachten. Die doppelte Chromosomenzahl wäre daher nicht als ursprüngliches Merkmal der Art aufzufassen, sondern hätte sich erst im Laufe der Entwicklung der Species eingestellt. 3. C. bulb. ist als Artbastard zu betrachten (Ernst 1918). Im ersten Abschnitt wurden noch zwei andere Faktoren als Ursache der Sterilität genannt. 1. Kerners Annahme, daß die Sterilität durch mangelnde Bestäubung wegen des Ausbleibens von Insekten bewirkt wurde. Diese Annahme ist hinfällig geworden durch die Beobachtungen, daß C. bulb. an manchen Standorten ebenso reichlich von Insekten besucht wird wie andere Arten, daß aber auch an solchen Standorten der Fruchtansatz geringer ist. 2. Die Vermutung von Schulz, daß ein gewisser Zusammenhang zwischen der Fruchtbildung von C. bulb. und der Nähe solcher Standorte vom Meere bestehe. Wie ich zeigte, findet sich aber auch Fruchtbildung am Alpensüdfuß (Tessin), an Standorten der Nordostschweiz (Buchs). in den Bergen von Ofen (Klein 1901). Im Herbar des Instituts für systematische Botanik der Universität Zürich finden sich zwei Exemplare mit Früchten aus dem Guldenbachtal in Rheinpreußen. Ferner fand Kirchner (1900, p. 368) junge Früchte an einem Standort in der schwäbischen Alb.

Bevor ich auf die Erörterung der oben angeführten drei Möglichkeiten eingehe, möchte ich noch auf zwei weitere Angaben über verminderte Fertilität bei Arten der Sektion Dentaria hinweisen. Schulz (1903, p. 381) schreibt von C. glandulosa: „Eine liebliche Pflanze mit wenigen großen Blüten, welche selten fruchtet". Ähnlich verhält sich die amerikanische C. diphylla (p. 354): „Scheint höchst selten reife Früchte hervorzubringen und ähnelt hierin der C. bulbifera". Es sind dies Arten, bei denen keine vegetative Vermehrung durch Ableger oder Bulbillen bekannt ist.

1. Verminderung der Fertilität von C. bulbifera als Folge von äußeren Einflüssen?

Eine Hemmung der Fertilität erfolgt bei manchen Pflanzen an der Grenze ihrer Verbreitungsgebiete, bei Einwanderung in Gebiete mit anderen klimatischen Bedingungen und beim Übergang zum Wasserleben. Ich verweise dafür auf Ernst (1918, p. 569/574) sowie auf die oben angeführten Beispiele bei C. pratensis. Der Annahme, daß auch bei C. bulb. ähnliche Einflüsse wirksam waren, stehen Schwierigkeiten gegenüber. C. bulb. lebt heute unter ganz verschie-

denen klimatischen Bedingungen, wir finden sie noch in der Umgebung von Stockholm, andererseits aber auch in Griechenland. Überall zeigt sie als charakteristische Merkmale verminderte Fertilität und Vermehrung durch Bulbillen. Wir müßten daher annehmen, die Verminderung der Fertilität sei an einer oder an wenigen Stellen erfolgt, die Pflanze hätte sich während langer Zeit durch Brutknospen vermehrt, und schließlich seien Bulbillenbildung und Sterilität erbliche Merkmale geworden. Infolge der vegetativen Vermehrung hätte die Art dann ihr heutiges Areal besiedelt. Wir könnten ja annehmen, daß die Unterdrückung der Fertilität während der Eiszeiten erfolgte, und daß sich C. bulb. beim Rückzuge des Eises dann ausbreitete. Eine fertile, bulbillenlose Form von C. bulb. ist heute nicht bekannt. Es erhebt sich daher die Frage, warum die Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung nur bei der Stammart von C. bulb. erfolgte, nicht aber bei den übrigen Dentariaarten. Wir müßten schon die weitere Annahme machen, daß die übrigen Arten jüngere Bildungen seien, oder aber daß sie in jener Periode günstigere Bedingungen hatten als die heute nicht mehr existierende Stammart von C. bulb. Die Schwierigkeiten, die sich bei der Annahme einer Ausbreitung von C. bulb. von wenigen Standorten aus ergeben, wurden schon im Abschnitt über die geographische Verbreitung besprochen.

Th. Kindler (1914), die bei Ranunculus Ficaria ähnliche Fertilitätsverhältnisse feststellte, wie sie bei C. bulb. bestehen, macht für die Entstehung der Sterilität bei dieser Art folgende Annahme: Ranunculus Ficaria ist eine jener Frühlingspflanzen, die ihren Standort im Waldschatten haben, wo Insektenbesuch spärlich ist. Zudem sind diese Pflanzen starken Temperaturschwankungen unterworfen, die die Fruchtbildung häufig hemmen. Bestäubung war daher ziemlich selten, der Nahrungsstrom, der zur Ausbildung der Samen bestimmt war, wurde dort überflüssig und wurde zur Bildung von Brutknospen verwendet. Die Neigung zur Leitung der Assimilate zu den Blattachseln, wo die Bulbillen sich fanden, wurde erblich fixiert, so daß diese Leitung auch stattfand, wenn normale Fortpflanzungsbedingungen vorhanden gewesen wären. Dadurch entstand eine Schwächung des Embryosackes und eine Reduktion desselben, parallel damit erfolgte auch eine Reduktion in der Pollenentwicklung. Sie nimmt ferner an, daß die Rückbildung bei dieser Art noch keineswegs am Ende angelangt sei, sondern daß nach und nach noch eine weitere Reduktion der geschlechtlichen Fortpflanzung erfolge. Wenn wir versuchen, diese Annahme auf C. bulb. auszudehnen, so stoßen wir auf Schwierigkeiten.

Die verwandten Arten leben unter ganz ähnlichen Bedingungen, insbesondere ist C. pol. noch stärker an den Waldesschatten gebunden als C. bulb., und sie blüht zudem noch 3—4 Wochen früher als diese Art. Es sind aber keine Anzeichen vorhanden, daß diese Arten durch diese Lebensbedingungen stark gehemmt werden, die Fruchtbildung kann auch an stark schattigen Stellen über 50 % erreichen. Im weiteren ist dieser Annahme, daß die Sterilität bei Ranunculus Ficaria infolge der Witterungseinflüsse und des mangelnden Insektenbesuches nicht ausreichend war, um die Erhaltung der Art zu sichern, entgegenzuhalten, daß zu jener Zeit eine ganze Reihe von Waldpflanzen blühen, die keine besonderen Einrichtungen zu ausgiebiger ungeschlechtlicher Vermehrung besitzen und die dennoch dauernd lebensfähig sind. Ich verweise nur auf einige Begleitpflanzen von C. bulb., die gleichzeitig oder noch früher blühen, wie Anemone nemorosa L., Corydalis cava (Miller) Schw. u. K. usw.

Die Annahme, daß die Sterilität von C. bulb. durch äußere Einflüsse verursacht wurde, setzt voraus, daß solche erworbenen Eigenschaften auch erblich fixiert werden. Es sind aber bis heute keine Fälle bekannt, wo die Vererbung von durch direkte Anpassung erworbenen Eigenschaften einwandfrei festgestellt wurde.

Die bisherigen Beobachtungen sprechen daher durchaus nicht für die Annahme, daß die Sterilität von C. bulb. durch äußere Einflüsse verursacht wurde. Diese Annahme gibt uns auch keine Erklärung über die Entstehung der bei C. bulb. im Vergleich zu anderen Arten verdoppelten Chromosomenzahl. Doch läßt sich die Frage einer Beeinflussung der Fertilität bei C. bulb. durch äußere Faktoren auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht eindeutig entscheiden.

2. Verminderung der Fertilität von C. bulbifera als Folge einer Änderung der Chromosomenzahl?

C. bulb. besitzt gegenüber den drei übrigen untersuchten Arten die doppelte Chromosomenzahl. Ähnliche Verhältnisse finden sich in manchen anderen Gattungen, ohne daß damit eine Schwächung der Fertilität verbunden wäre. Ich erwähne nur das bekannte Beispiel von Drosera longifolia, die gegenüber D. rotundifolia die doppelte Chromosomenzahl aufweist (Rosenberg 1909). Weitere Beispiele finden sich bei Tischler (1916), Ishikawa (1916) und Holmgreen (1919, p. 32). Für unseren Fall interessiert uns besonders das Beispiel von Saxifraga granulata, einer Pflanze mit Brutknospen und normaler geschlechtlicher Vermehrung. Ihre Chromosomenzahl ist

nach Juel (1907) im Gametophyten „mehr als 30 Chromosomen", während Saxifraga sponhemica nach L. Pace (1912) haploid ca. 15 Chromosomen aufweist. Oft aber weisen Arten, welche gegenüber verwandten Spezies die doppelte Chromosomenzahl besitzen, Hemmungen in der sexuellen Sphäre auf. Ich verweise dafür auf die Zusammenstellung bei Ernst (1918, p. 321). Da für einen Teil dieser Arten aber ebenfalls hybrider Ursprung als Ursache der Chromosomenverdoppelung und der Schwächung der geschlechtlichen Vermehrung vermutet wird, lassen sie sich hier nicht zur Erklärung heranziehen. Die beiden interessantesten Beispiele unter diesen Formen sind wohl die Gigasformen von Oenothera Lamarckiana und von Primula sinensis (Zusammenfassung der Entstehungsgeschichte bei Ernst, 1918, p. 335). Beides sind Formen mit verdoppelter Chromosomenzahl und stark geschwächter Fertilität, deren Entstehung aus Arten mit einfachem Chromosomensatz beobachtet wurde. Da aber der homozygote Charakter der Ausgangsformen nicht sicher ist, fallen auch diese Gruppen eher unter die nächste Kategorie. Rosenberg (1920, p. 322) gibt an, daß er in der Wurzel einnes Keimlings von Crepis virens 12 Chromosomen fand, während diese Art sonst nur deren sechs aufweist. Er nimmt an, daß diese Pflanze „als durch eine Art Mutation entstanden" aufzufassen ist. Doch ist der Vorgang der Entstehung der doppelten Chromosomenzahl nicht bekannt. Anscheinend entstand die doppelte Chromosomenzahl hier durch eine Längsspaltung der Chromosomen, denn es finden sich genau die gleichen drei Chromosomenformen wie bei den Individuen mit einfachem Chromosomensatz, nur ist von jeder Form die doppelte Anzahl da. Da der Keimling selbst aber zugrunde ging, haben wir keine Anhaltspunkte, welchen Einfluß die doppelte Chromosomenzahl auf Gestalt und Fertilität der Pflanzen gehabt hätte.

Anders ist es mit den von Winkler erzeugten Gigasformen von Solanum nigrum und Solanum Lycopersicum. Wir wissen aus den Angaben Winklers (1916), daß diese Formen aus den Stammarten auf ungeschlechtlichem Wege entstanden sind, durch eine noch nicht völlig abgeklärte Verdoppelung der Chromosomenzahl. Heterozygotische Einflüsse der Elternarten sind hier ausgeschlossen. Es sind im Sinne Winklers (1920, p. 165) homogenomatisch tetraploide Formen. Die Gigasformen beider Arten sind in hohem Grade steril. In diesem Falle wurde also durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl eine Hemmung der geschlechtlichen Vermehrung bewirkt. Daher ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen,

daß auch bei C. bulb. die erhöhte Chromosomenzahl Ursache der verminderten Fertilität sein könnte. Darüber, wie diese Chromosomenverdoppelung aber vor sich gegangen sein könnte, fehlen uns jede Anhaltspunkte.

Wenn wir die Chromosomenverdoppelung als Ursache der partiellen Fertilität von C. bulb. betrachten, fällt es uns leicht, Schlüsse über die vermutliche Stammform von C. bulb. zu ziehen. Die Gigasformen der Solanumarten zeigen im wesentlichen die Gestalt der Ausgangsform, nur sind die einzelnen Organe und auch die Zellelemente etwas größer. Wenn wir auch für C. bulb. annehmen, daß sie im Vergleich zu der anderen Form tetraploid homogenomatisch sei, so müßte sie aus einer etwas kleineren Form entstanden sein, die bei den Teilungen im Pollenkorn nur 24 Chromosomen aufwies. Diese Form besaß wahrscheinlich die Fähigkeit zur obligaten Bulbillenbildung noch nicht, denn sonst müßten wir wohl auch heute diese diploide Form mit ungeschwächter Fertilität noch vorfinden. Es ist dies aber wenig wahrscheinlich, die bisher bekannten Befunde über die Fertilität von C. bulb. sprechen dagegen. Eine Vergleichung der Zellelemente bei C. bulb. zeigt, daß sie im Durchschnitt eher kleiner sind als bei den drei übrigen untersuchten Arten. Von den heute lebenden Arten steht, wie Herbarexemplare zeigen, C. quinquefolia unserer Art am nächsten. Blüten, Blatt- und Rhizomform stimmen ziemlich überein, auch besitzt C. quinquefolia die Fähigkeit, unter ungünstigen Bedingungen Bulbillen in den Blattachseln zu bilden. Wesentliche Abweichungen zeigen sich in der Größe der Früchte (die wohl nicht nur auf die Verschiedenheit der Samenzahl zurückgeführt werden können), und in der Beblätterung des oberen Stengelteiles bei C. bulb. C. quinquefolia lebt heute in Kleinasien, im Kaukasus und in Südrußland bis in die Ukraine.

Wenn wir die obigen Ausführungen überblicken, zeigt es sich, daß noch zu wenig Beobachtungen vorliegen, welche die Entstehung der erhöhten Chromosomenzahl bei C. bulb. durch Mutation einer anderen Form wahrscheinlich machen. Zudem ist der ganze Fragenkomplex der Entstehung und Bedeutung der Verschiedenheit der Chromosomenzahl innerhalb derselben Gattung bei normalgeschlechtlichen Pflanzen noch vollständig unabgeklärt, so daß weitere Erörterungen dieser Annahme zu keinem eindeutigen Resultate führen.

3. Hybrider Ursprung als Ursache der verminderten Fertilität von C. bulbifera.

Der vorliegenden Untersuchung lag die Frage zugrunde, ob die weitgehende Sterilität bei C. bulb. durch hybriden Ursprung verursacht

wurde. Die meisten Ergebnisse wurden schon im Laufe der Untersuchung unter diesem Gesichtspunkte gewertet, so vor allem bei der Besprechung der geographischen Verbreitung und bei der Vergleichung von C. bulb. mit den spontanen Dentariabastarden nach äußeren und zytologischen Merkmalen. Die geographische Verbreitung bereitet der Annahme eines hybriden Ursprungs bedeutende Schwierigkeiten, die gleichen oder ähnliche Schwierigkeiten stehen aber auch jeder anderen Erklärungsweise gegenüber, insbesondere auch der Annahme einer durch äußere Einflüsse hervorgerufenen, bleibenden Sterilität und der Annahme einer durch spontane Chromosomenverdoppelung bewirkten Hemmung der Fertilität. Die Vergleichung von C. bulb. mit den spontanen Bastarden ergab, daß beide Formen weitgehende Analogien in der Form der Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang aufweisen. Die zytologische Untersuchung zeigte uns, daß die meisten dieser Ähnlichkeiten nicht ohne weiteres als Beweise für die Annahme einer hybriden Entstehung verwendet werden können, sondern daß sich diese Beobachtungen auch als Ausdrucksform einer durch andere Ursachen bewirkten Verminderung der Fertilität deuten lassen. Das würde voraussetzen, daß der Reaktionsverlauf bei jeder Hemmung der Fertilität derselbe ist, gleichgültig ob diese auf inneren oder äußeren Ursachen beruht. Die Prüfung der Frage, wie weit andere Einflüsse in Frage kommen, zeigte, daß sowohl äußere Ursachen, als auch Verdoppelung der Chromosomenzahl durch Mutation zwar nicht ausgeschlossen sind, aber doch wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben. Die Annahme einer durch äußere Ursachen bewirkten Störung der geschlechtlichen Vermehrung kann die verdoppelte Chromosomenzahl nicht erklären. Ferner ist kein Fall bekannt, wo eine solche Störung, die durch äußere Ursachen bewirkt wurde, erblich fixiert wurde. Die Annahme, daß diese Chromosomenvermehrung durch Mutation auftrat, ohne Beziehung zu einem heterozygotischen Ursprung von C. bulb. bereitet insofern Schwierigkeiten, als wir nicht wissen, wie die erhöhten Chromosomenzahlen in Gattungen mit normaler geschlechtlicher Fortpflanzung entstanden. Bei Annahme eines hybriden Ursprungs von C. bulb. läßt sich die verdoppelte Chromosomenzahl auf Grund experimentell erhaltener Resultate bei anderen Pflanzen leichter verstehen. Wie ich schon andeutete, liegt für die Gigasformen von Oenothera Lamarckiana und von Primula sinensis die Annahme nahe, daß für ihre Entstehung indirekt heterozygotische Einflüsse in Frage kommen. Ein sicheres Beispiel für die Verdoppelung der Chromosomenzahl als Folge eines hybriden Ursprungs ist Primula Kewensis. Zudem

zeigt diese Bastardform weitgehende Sterilität. Über die Entstehungsgeschichte dieses Bastardes geben uns die Arbeiten von L. Digby (1912) und von C. Pellew und F. M. Durham (1916) Aufschluß. Eine Zusammenfassung dieser Arbeiten findet sich bei Ernst (1918, p. 332 u. 398). Für die Vergleichung mit C. bulb. ist vor allem die Feststellung wichtig, daß P. Kewensis ein konstanter Artbastard mit geschwächter Fertilität und verdoppelter Chromosomenzahl ist. Auch bei C. bulb. finden wir keine wesentlichen Abweichungen, so daß wir diese Art als konstant betrachten müssen. Farmer und Digby (1914) berechneten das Gesamtvolumen aller Chromosomen der diploiden und der tetraploiden P. Kewensis. Sie fanden, daß die Gesamtvolumen ziemlich genau übereinstimmen, so daß also die Chromatinmasse bei beiden Formen genau dieselbe ist. Die Zell- und Kerngröße ist bei P. Kewensis-gigas größer als bei der P. Kewensis-typus. Die beiden Autoren schließen daraus, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl durch eine Spaltung der Chromosomen erfolgt sei. Nun sind bei C. bulb., wo wir 48 Chromosomen haben, die Chromosomen bedeutend kleiner als bei den Arten mit 24 Chromosomen. In der Größe der Zellen und Kerne besteht kein bedeutender Unterschied, doch sind diejenigen von C. bulb. eher kleiner. Messungen habe ich keine ausgeführt. Es könnte also auch hier eine ähnliche Beziehung der Chromatinmasse bestehen, doch wissen wir über die Elternarten nichts sicheres. Die Verdoppelung könnte aber sehr wohl ähnlich vor sich gegangen sein wie bei P. Kewensis.

Schmetterlingsbastarde mit verdoppelter Chromosomenzahl beschreibt Federley (1913, 1914, 1915 a, b, 1916). Ihre Zellen enthalten zum Teil die vollständigen Chromosomensätze der beiden Eltern, indem vor der Reduktionsteilung keine Vereinigung der Chromosomen der beiden Eltern auftrat, es wurden einfache Äquationsteilungen durchgeführt. Zum Teil zeigten sich dabei starke Störungen, welche die Teilungen zur Bildung der Spermatozoen vollständig verhinderten. In anderen Fällen wurden aber äußerlich normale Spermatozoen gebildet, die zur Rückkreuzung mit den Eltern befähigt waren.

Auf welche Weise die Chromosomenverdoppelung bei C. bulb. im Gefolge einer hybriden Entstehung vor sich ging, läßt sich nicht feststellen, die angeführten Beispiele zeigen aber, daß durch Bastardierung eine Erhöhung der Chromosomenzahl stattfinden kann. Es werden dabei zugleich Fertilitätshemmung, Chromosomenverdoppelung und Konstanz erklärt, und zudem ist das Fehlen einer C. bulb. im Habitus ähnlichen, mit einfachem Chromosomensatz versehenen Art verständlich,

was bei der Annahme einer Chromosomenverdoppelung durch Mutation Schwierigkeiten bereitet.

Wenn auch unter den besprochenen Möglichkeiten die meisten Gründe zugunsten der Annahme eines hybriden Ursprungs sprechen, dürfen wir doch die vorhandenen Schwierigkeiten nicht außer acht lassen. Die heute bekannten Dentariabastarde besitzen alle intermediäre Gestalt. Versuchen wir auf Grund dieser Beobachtungen zwei der heutigen Arten als Elternarten von C. bulb. zu betrachten, so bietet uns in allen Fällen die Beblätterung des oberen Stengelteiles Schwierigkeiten, wir müssen diese Blätter als Neubildungen infolge des hybriden Ursprunges bezeichnen. Die spontanen Bastarde weisen genau die gleiche Chromosomenzahl auf, wie die Elternarten. Wir müssen daher für C. bulb. annehmen, daß hier besondere Bedingungen bei der Bastardierung in Betracht kamen, ähnlich wie dies bei der Entstehung von Primula Kewensis der Fall war. Ähnlich wie bei P. Kewensis wäre auch bei C. bulb. mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl eine Konstanz der Form aufgetreten. Durch diese besonderen Bedingungen wurden vielleicht gerade die Abweichungen im Habitus gegenüber einer intermediären Gestalt bewirkt, in Form einer Streckung des Blütenstandes, als besondere Form des Luxurierens. Es besteht auch die Möglichkeit, daß die Elternarten von C. bulb. heute nicht mehr existieren, dann wären Versuche zur Neuerzeugung natürlich aussichtslos. Ferner könnte C. bulb. auch ein Bastard zwischen einer Dentariaart und einer nicht der Sektion Dentaria angehörenden Cardamineart sein. Versuche, Bastarde zwischen solchen Arten zu erhalten, wurden noch nicht systematisch durchgeführt.

Der strenge Beweis, daß C. bulb. hybriden Ursprunges ist, ließe sich nur durch Neuerzeugung dieser Form durch Kreuzungsversuche führen. Es besteht wenig Aussicht, daß dies gelingen wird, besonders wenn wir bedenken, daß eine solche Form auch im Gefolge häufiger Kreuzungen zwischen den Elternarten wahrscheinlich nur vereinzelt entstehen wird. Ich verweise auch hier auf Primula Kewensis. Nicht jede Kreuzung von Primula verticillata×floribunda liefert einen tetraploiden Bastard, dieser tritt nur selten auf. Zudem entstand das erste beobachtete Exemplar nicht direkt in der F_1-Generation, sondern erst nach längerer Zeit aus der mit einfachem Chromosomensatz versehenen sterilen F_1-Generation durch Selbstbestäubung.

Wenn also die Wahrscheinlichkeit für das Gelingen der Neuerzeugung von C. bulb. als Bastard zwischen jetzt noch lebenden Arten auch nicht sehr groß ist, so darf doch damit gerechnet werden, daß

aus ausgedehnten Kreuzungen zwischen den verschiedenen Dentariaarten Formen hervorgehen, die ähnliche Merkmale besitzen, wie diejenigen, die C. bulb. von den bisher bekannten spontanen Bastarden oder übrigen Dentariaarten unterscheiden. Die bisherigen Versuche wurden erst mit drei Arten unternommen, sie sollen auch mit weiteren Arten, vor allem mit C. glandulosa und C. quinquefolia fortgesetzt werden, sobald die Verhältnisse die Beschaffung von Versuchspflanzen ermöglichen.

Die vorliegende Arbeit macht keinen Anspruch darauf, die gestellte Frage eindeutig zu beantworten. Sie gibt aber durch die Vergleichung mit den spontanen Dentariabastarden der Annahme einer hybriden Entstehung von C. bulb. einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit und läßt hoffen, daß sie mit anderen, die von ähnlichen Gesichtspunkten aus unternommen werden, uns einen Schritt vorwärts bringe auf dem Wege zur Erkenntnis der Entstehung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen.

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

Baur, E., (1919), Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 3. u. 4 Aufl., Berlin 1919.

Calestani, V., (1908), Sulla classificazione delle crocifere italiane. Nuovo Giornale botanico italiano 1908, Nuovo Serie, Vol. XV, p. 355—390.

Candolle, A. P. de, (1821), Regni vegetabilis systema naturale 1821, Bd. II.

Darwin, Ch., (1877), Die verschiedenen Blütenformen bei Pflanzen derselben Art. Übers. v. J. V. Carus, Stuttgart 1877.

Digby, L., (1912), The cytology of Primula Kewensis and of other related Primula Hybrids. Ann. of Botany 1912, Vol. XXVI, p. 357—388, 4 Taf.

Ernst A., (1918), Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche. Jena 1918, 666 S., 2 Taf., 172 Fig.

Farmer, J. B. und Digby, L., (1914), On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. Phil. Transact. roy. Soc., London 1914, Vol. CCV, p. 1—25, 2 Taf., 14 Kurv.

Federley, H., (1913), Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra, sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. IX, p. 1—110, Taf. 1—4.

— (1914), Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. Oefversigt of Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar, 1913—1914, Bd. LVI, Afd. A. No. 13, 28 S., 12 Fig.

— (1915 a), Chromosomenstudien an Mischlingen. I. Die Chromosomenkonjugation bei der Gametogenese von Smerinthus populi var. austanti×populi. Ein Beitrag zur Frage der Chromosomenindividualität und der Gametenreinheit, 1914—1915, l. c. Bd. LVII, Afd. A. No. 26, 36 S., 5 Fig.

Federley, H., (1915b), Chromosomenstudien an Mischlingen. II. Die Spermatogenese des Bastardes Dicranura erminea♀ × D. vinula♂, 1915—1916, l. c. Bd. LVII, Afd. A. No. 30, 26 S., 10 Fig.

— (1915), Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastardes Chaerocampa porcellus♀ × elpenor♂, 1915—1916, l. c. Bd. LVIII, Afd. A. No. 12, 17 S., 4 Fig.

Fischer, H., (1919), A. Ernst: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Bücherbesprechung in der Naturw. Wochenschrift, Jena 1919, N. F. Bd. XVIII, p. 773—775.

Focke, W. O., (1890), Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blütenpflanzen. Abhandl. d. naturw. Vereins Bremen, 1890, Bd. XI, p. 413—422.

Gates, R. R. and Godspeed, T. H., (1916), Pollen sterility in relation to crossing. Science 1916, N. S. p. 859—861.

Glück, H., (1911), Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena 1911.

Günthart, A., (1917), Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Beihefte zum Botan. Zentralblatt, 1917, Bd. XXXV, Abt. I, p. 60—170.

Hannig, E., (1904). Zur Physiologie pflanzlicher Embryonen. I. Über die Kultur von Cruciferen-Embryonen außerhalb des Embryosackes. Bot. Zeitung, 1904, Bd. LXII, p. 45—80, 1 Taf.

— (1906), Über das Zustandekommen der Lagerung der Keimlinge bei den Cruciferen-Embryonen. Bot. Zeitung, 1906, Bd. LXIV, p. 1—14.

Hegi, G., (1919), Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München 1919, Bd. IV.

Hildebrand, F., (1881), Vergleichende Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. Jahrbüch. f. wiss. Botanik, v. N. Pringsheim, 1879—1881, Bd. XII, p. 10—40, 1. Taf.

Holmgreen, J., (1919), Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Erigeron und Eupatorium. Kungl. svenska Vetenskapsak. Handlingar, 1919, Bd. LIX, Nr. 7, p. 1—118.

Jenčič, A., (1900), Untersuchung des Pollens hybrider Pflanzen. Österr. bot. Zeitschr., 50. Jahrg., 1900, 15 S.

Jost, L., (1913), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913.

Ishikawa, M., (1916), List of the number of Chromosomes. The botanical Magazine, 1916, Vol. XXX, p. 404—448, 32 Textfig.

Juel, H. O., (1907), Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nova Acta r. Soc. Sc. Upsaliensis 1907, IV. S., Bd. I, p. 1—41, 4 Taf.

Kägi, H., (1915), Die Arten der Sektion Dentaria des Züricher Oberlandes. 12. Bericht d. Zürch. Botan. Gesellschaft, 1911—1914, 15 S., Zürich 1915.

Kerner v. Marilaun, A., (1891), Pflanzenleben, Leipz. u. Wien 1891, Bd. II.

Kindler, Th., (1914), Gametophyt und Fruchtansatz bei Ficaria ranunculoides. Österr. bot. Zeitschr., 1914, Bd. LXIV, p. 73—85.

Kirchner, O., (1900), Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg. Stuttgart 1900, Bd. LVI, p. 347—384.

Klein, J., (1901), Staminodienartige Bildungen bei Dentaria bulbifera. Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft, 1901, Bd. XIX, p. 421—428, 1 Taf.

Knuth, P., (1896), Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1896, Bd. II, 697 S.

Laibach, F., (1907), Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beihefte z. bot. Zentralblatt, 1907, Bd. XXII, I, p. 191—210, 1 Taf.

Lehmann, E, (1918), Über reziproke Bastarde zwischen Epilobium roseum und parviflorum. Zeitschr. f. Botanik, 1918, Bd. X, p. 503—511, 7 Fig.

— (1919), Weitere Epilobium-Kreuzungen. Vorläufige Mitteilung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1919, Bd. XXXVII, p. 347—357, 6 Fig.

Lindemuth, H., (1896), Über Samenbildung an abgeschnittenen Blütenständen einiger sonst steriler Pflanzenarten. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1896, Bd. XIV p. 244—246.

Linné, C., (1737), Hortus Cliffortianus, 1737.

Pace, L., (1912), Parnassia and some allied genera. Bot. Gazette 1912, Vol. LIV, p. 306—329, 4 Taf.

Parlatore, (1890), Flora italiana, Florenz, undatiert, ca. 1890, Vol. IX.

Pellew, C. and Durham, F. M., (1916), The genetic behaviour of the hybrid Primula Kewensis, and its allies. Journ. of Genetics, 1916, Vol. V, p. 159—182, 7 Taf.

Peter, J., (1920), Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. Diss. Halle, Wittenberg 1920.

Reichenbach, L., (1838), Deutschlands Flora. Leipzig 1837—1838, Bd. XLI.

Renner, O. und Kupper, W., (1921), Artkreuzungen in der Gattung Epilobium Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1921, Bd. XXXIX, p. 201—206.

Rickli, M., (1917), Cardamine pratensis L. als arktische Pflanze. 13. Bericht d. Zürcher bot. Gesellsch. 1915—1917, p. 46—50.

Rosenberg, O., (1909), Zytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia×rotundifolia. K. Svenska Vetenskaps. Akad. Handlingar. 1909, Bd. XLIII, No. 11, 64 S., 4 Tafeln u. 33 Textfig.

— (1920), Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in Crepis. Svensk. Bot. Tidskrift. 1921, Bd. XIV, p. 319—326, 5 Fig.

Schinz, H. und Keller, R., (1909), Flora der Schweiz. 3. Aufl. Zürich 1909.

Schmid, E., (1919), Die Gattung Dentaria, in Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. IV, p. 321—333.

Schulz, O. E., (1903), Monographie der Gattung Cardamine. Botanische Jahrbücher v. A. Engler, 1903, Bd. XXXII, p. 280—623, 4 Taf.

Solms-Laubach, H., (1906), Cruciferenstudien. 4. Die Varianten der Embryolage. Bot. Zeitung, 64. Jahrg. I. Teil, 1906, p. 15—42, 1 Taf.

Strasburger, E. und Körnicke, M., (1913), Das botanische Praktikum, Jena 1913.

Tischler, G, (1906), Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1906, Bd. XLII, p. 545—578, 1 Taf.

— (1908), Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch., 1908, Bd. I, p. 33—151, 120 Textfig.

— (1916), Chromosomenzahl, -Form und -Individualität. Progressus rei botanicae, 1916, Bd. V, p. 164—284.

Vandendries, R., (1909), Contribution à l'histoire du développement des Crucifères. La Cellule, 1909, Tom. XXV, p. 413—459, 1 Taf.

Vandendries, R., (1912), Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. II. L'archesporium dans le genre „Cardamine". La Cellule, 1912, Tom. XXVIII, p. 215—224, 1 Taf.

Vries, E. de, (1919), Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung Primula. Diss. Zürich, 1919.

Warming, E., (1877), Smaa biologiske og morfologiske Bidrag. I Dentaria bulbifera. Botanisk Tidskrift, 1876—1877, Bd. III, I. Teil, p. 84—90, 1 Taf.

Wichura, (1865), Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich. Breslau 1865.

Winkler, A., (1878), Die Keimpflanze der Dentaria pinnata Lmk. Flora, 61. Jahrg., 1878, p. 513—516.

— (1882), Die Keimpflanze der Dentaria digitata Lmk. Flora, 65. Jahrg. 1882, p. 275—277.

— (1893), Bemerkungen über die Keimpflanze der Dentaria bulbifera Lmk. Verhandl. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, 1893, 35. Jahrg., p 42—43.

Winkler, H., (1908), Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus rei botanicae, 1908, Bd. II, p. 293—454.

— (1916), Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Botanik, 1916, Bd. VIII, p. 417—531, 17 Textfig., 3 Taf.

— (1920), Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis. Jena, 1920.

Verzeichnis der Tafelfiguren.

(Wo nichts besonderes vermerkt wurde, ist die Vergrößerung 1 : 2200).

Tafel XI.

Übersichtskarte über die Verbreitung der europäischen Arten der Sektion Dentaria.

Tafel XII.

1.	C. pentaphylla,	Pollenmutterzelle.	Äquatorialplatte der Reduktionsteilung. 24 Chromosomen.
2.	„	„	Dyaster d. Reduktionsteilung. Untere Platte etwas seitlich verschoben.
3.	„	„	Äquationsteilung.
4.	„	„	„
5.	„	Pollenkorn.	Bildung d. progamen Kerns.
6.	„	Somatische Teilung	aus dem Griffelgewebe.
7.	C. polyphylla,	Pollenmutterzelle.	Äquatorialplatte der Reduktionsteilung. 24 Chromosomen.
8.	„	„	Äquationsteilung.
9.	„	„	Somatische Teilung.
10.	C. pinnata.	„	Reduktionsteil., Tochterplatte. Die untere wurde weggelassen.
11.	„	„	Äquationsteilung.

12.	C. bulbifera,	Pollenmutterzelle.	Diakinesestadium. 2000/1.
13.	„	„	Reduktionsteilung, Äquatorialplatte 2000/1. 24 Chromosomen.
14.	„	„	Selbes Stadium. Chromosomen gelockert.
15.	„	„	Tochterplatten d. Reduktionsteilung. 2000/1.

Tafel XIII.

16.	C. bulbifera,	Pollenmutterzelle.	Äquationsteilung. 2000/1.
17.	„	„	Selbes Stadium.
18.	C. pentaphylla × polyphylla.	Oberseetal.	Pollenmutterzelle. Reduktionsteil. Äquatorialplatte.
19.	„	Zürcher Oberland.	Selbes Stadium.
20.	„	Buchs.	Pollenmutterzelle. Reduktionsteilung.
21.	„	Oberseetal.	Pollenmutterzelle. Äquationsteilung.
22.	„	Buchs.	Äquationsteilung. Tochterplatte. Unt. weggelassen.
23.	„	„	Abnormales Stadium der 2. Teilung.
24.	„	„	Abnormale Interkinesiskerne.
25.	„	„	Abnormale Äquationsteilung. 3 Spindeln.
26.	„	„	Äquationsteilung mit 4 Spindeln.
27.	„	„	8kernige „Tetrade“.
28.	„	„	„ „
29.	„	Zürcher Oberland.	Störung nach der Bildung der generativen Zelle

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.